



**Du paysage à la population : impacts des changements
d'usages et de la restauration face à la colonisation
d'une espèce envahissante (*Rubus ulmifolius* Schott.)
dans un écosystème sub-steppique méditerranéen**

Solène Masson

► **To cite this version:**

Solène Masson. Du paysage à la population : impacts des changements d'usages et de la restauration face à la colonisation d'une espèce envahissante (*Rubus ulmifolius* Schott.) dans un écosystème sub-steppique méditerranéen. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2014. Français. NNT : 2014AVIG0665 . tel-01165160

HAL Id: tel-01165160

<https://theses.hal.science/tel-01165160>

Submitted on 18 Jun 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de
Docteur de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse
Spécialité : Biologie des populations et écologie

**Du paysage à la population : impacts des changements d'usages et de la
restauration face à la colonisation d'une espèce envahissante (*Rubus
ulmifolius* Schott.) dans un écosystème sub-steppique méditerranéen.**

*From landscape to population: impacts of land-use changes and restoration in
regards to the colonization of an encroaching species (*Rubus ulmifolius*
Schott.) in a Mediterranean sub-steppic ecosystem.*

Solène MASSON

Soutenance prévue le 10 décembre 2014 devant le jury composé de :

Claude Lavoie	Professeur Université de Laval, Québec	Rapporteur
Philippe Balandier	Directeur de recherche IRSTEA Nogent-sur-Vernisson	Rapporteur
Serge Muller	Professeur Université de Lorraine, Metz	Examineur
Jean Marc Ourcival	Ingénieur de recherche CNRS CEFE, Montpellier	Examineur
Fanny Sauguet	Chargé de mission Réserve Naturelle des Coussouls de Crau Chambre de l'Agriculture des Bouches-du-Rhône	Invitée
François Mesléard	Directeur de recherche, Tour du Valat Professeur associé, IMBE, Université d'Avignon	codirecteur de thèse
Thierry Dutoit	Directeur de recherche CNRS IMBE, Université d'Avignon	Directeur de thèse

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de
Docteur de l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse
Spécialité : Biologie des populations et écologie

**Du paysage à la population : impacts des changements d'usages et de la
restauration face à la colonisation d'une espèce envahissante (*Rubus
ulmifolius* Schott.) dans un écosystème sub-steppique méditerranéen.**

*From landscape to population: impacts of land-use changes and restoration in
regards to the colonization of an encroaching species (*Rubus ulmifolius*
Schott.) in a Mediterranean sub-steppic ecosystem.*

Solène MASSON

Soutenance prévue le 10 décembre 2014 devant le jury composé de :

Claude Lavoie	Professeur Université de Laval, Québec	Rapporteur
Philippe Balandier	Directeur de recherche IRSTEA Nogent-sur-Vernisson	Rapporteur
Serge Muller	Professeur Université de Lorraine, Metz	Examineur
Jean Marc Ourcival	Ingénieur de recherche CNRS CEFE, Montpellier	Examineur
Fanny Sauguet	Chargé de mission Réserve Naturelle des Coussouls de Crau Chambre de l'Agriculture des Bouches-du-Rhône	Invitée
François Mesléard	Directeur de recherche, Tour du Valat Professeur associé, IMBE, Université d'Avignon	codirecteur de thèse
Thierry Dutoit	Directeur de recherche CNRS IMBE, Université d'Avignon	Directeur de thèse

« La nature est un professeur universel et sûr pour celui qui l'observe »

Carlos Goldoni,

A Clémence, « it's just a perfect day »...

Avant-propos

Cette thèse a été menée au sein de l'Equipe de recherche "*Ingénierie de la restauration des patrimoines naturels et culturels*" de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE – UMR CNRS 7263 / IRD 127). Elle a été codirigée par Thierry DUTOIT (Directeur de Recherche CNRS) et par François Mesléard (Directeur de Recherche Tour du Valat et Professeur Associé IMBE-Université d'Avignon). Ces travaux ont été financés par un contrat doctoral et un monitorat d'enseignement (Ecole Doctorale Sciences et Agrosociétés, ED 536 ; Université d'Avignon ; Ministère de l'enseignement Supérieur et de la Recherche) entre 2010 et 2013 et par la Réserve des Coussouls de Crau (Conservatoire des Espaces Naturels Provence-Alpes- Côte d'Azur & Chambre d'Agriculture des Bouches-Du-Rhône) entre 2012 et 2014 (Appendix 1).

Cette thèse, après une introduction générale, se compose de quatre chapitres rédigés en anglais sous forme d'articles scientifiques et d'une discussion générale reprenant les principaux résultats, les avancées et les perspectives. L'introduction présente les objectifs de ce travail en les plaçant dans un cadre conceptuel et expose les principales questions et hypothèses de la thèse.

Les quatre chapitres traitent chacun d'une des questions de recherche. Le premier chapitre constitue un article en préparation pour soumission à la revue *Landscape Ecology*. Le chapitre 2 est en préparation pour la revue *Acta Oecologia*. Les résultats préliminaires du chapitre 3 ont fait l'objet d'une publication (Appendix S.3) dans la revue *Acta Botanica Gallica: Botany Letters* (Septembre 2014, 161 (3), pp. 261-275) dans le cadre des actes du colloque EcoVeg 9 (Tours 3-5 avril 2013). Ces résultats consolidés sont actuellement soumis à la revue *Environmental Management*. Enfin le chapitre 4 est en préparation pour la revue *Basic and Applied Ecology*.

La présentation sous forme d'articles scientifiques conduit à des redondances inévitables entre les chapitres (introduction et matériel & méthodes notamment). Des transitions entre chapitres ont donc été ajoutées afin de faciliter la lecture. Enfin, l'ensemble des références est regroupé dans la bibliographie générale située à la fin de ce manuscrit.

Remerciements

Et bien ça y est, le début de la fin. Après 4 années semées d'embuches et de ronciers, de longues nuits et de belles journées ensoleillées, oui Papa je l'ai fait !

Une thèse, c'est avant tout une expérience unique aussi bien scientifiquement qu'humainement. On croise des gens passionnés, qui nous font découvrir des univers encore insoupçonnés, on y croise aussi des gens bornés qu'on aimerait bien recadrer... Il va être difficile de remercier toutes les personnes qui ont été de près ou de loin associées à ce projet. Alors merci à tous !!! Merci à toi et toi et toi tout là-bas, et mille excuses à toi au loin, et toi sur le côté que j'ai oublié !

Commençons par le commencement, Thierry et François. Merci pour votre confiance, votre sincérité, merci d'avoir partagé vos connaissances et de m'avoir permis de réaliser cette expérience hors du commun. Merci de m'avoir remise sur les rails quand il le fallait, merci aussi pour votre compréhension, pour votre disponibilité et un grand merci pour votre aide sur le terrain, pour ces longues nuits passées dans la ronce, ces longues journées plantées en Crau à faire « pleurer » les feuilles de mes petites ronces ! Pour tout, un grand merci !

Je remercie aussi Claude Lavoie de l'Université de Laval, Québec ; Philippe Balandier de l'IRSTEA, Nogent-sur-Vernisson ; Serge Muller de l'Université de Metz ; Jean Marc Ourcival du CNRS-CEFE de Montpellier et Fanny Sauguet, Chargée de mission à la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau et à la Chambre de l'Agriculture des Bouches-du-Rhône, pour avoir accepté de lire et d'évaluer mes travaux.

Cette thèse n'aurait pu se faire sans le financement de l'Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse (Ecole Doctorale Sciences et Agrosiences) ainsi que le soutien financier du Conservatoire des Espaces Naturels de Provence-Alpes-Côte-D'azur. Je remercie également pour leurs aides financières, le CIES Provence, l'Institut Universitaire de Technologie et sa direction. Notamment, je voudrais remercier le département Génie Biologique et sa chef de département Aline Le Menn pour m'avoir permis d'être monitrice pendant trois années et vacataire au cours de ma dernière année. Je profite de ce petit moment pour remercier particulièrement Aline, pour son caractère, ses conseils pour l'enseignement et ses qualités humaines. Je te remercie aussi pour ton écoute, pas facile d'être expatriée dans une autre région... comme je te l'avais dit « tu ressembles à ma mère ». Pour tout ça merci ! Merci aussi à l'équipe de l'IUT : Isa notre super secrétaire, Mag, Domi, Michel, Christine, Hervé 1, Hervé 2, Jean-Pierre, Sophie. Merci aussi aux étudiants du DUT Génie Biologique, et à leur indulgence, pas toujours évident de se retrouver projetée sous les feux de la rampe...

Je remercie l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale de m'avoir accueillie au sein de l'équipe de recherche "Ingénierie de la restauration des patrimoines naturels et culturels". Merci à Elise Buisson pour son aide toujours pertinente, son écoute et ses conseils autant sur mes questions de recherche que sur mes enseignements ! Merci à Armin et son Cocorico allemand. Merci à Daniel Pavon pour m'avoir permis de différencier un *Crepis vesicaria* d'un *Crepis pulchra*, merci pour cette aide précieuse sur le terrain, pour tes connaissances, tes blagues et ta bonne humeur !

Merci encore au Conservatoire d'Espaces Naturels de PACA, à la chambre d'Agriculture des Bouches-du-Rhône, à la Réserve Naturelle des Coussouls de Crau pour leurs aides techniques diverses et leur disponibilité. Tout le monde se souviendra de ces heures passées à chercher la mythique magicienne

dentelée... 17 personnes autour d'un roncier et rien... Merci donc à Axel Wolff, Laurent Tatin, Fanny Sauguet et toute l'équipe de la Réserve pour ça et pour avoir pris le temps de discuter et d'éclairer ma lanterne. Je remercie aussi le CERPAM, l'INRA d'Avignon, particulièrement l'unité EMMAH dont Stéphane Ruyet l'unité PSH dont Gilles Vercambre pour la mise à disposition toujours rapide de leur chambre à pression. Merci également à Michael Paul et Marjorie Sweetko pour la traduction et les corrections des chapitres en anglais.

Cette thèse n'aurait pas pu être ce qu'elle est sans l'aide de mon comité de pilotage : Agathe Leriche, sans qui je n'aurais pas su dompter ArcGis et les mystères du SIG ; Christine Ballini pour m'avoir appris (à mes dépends et ceux de mon entourage) à utiliser une chambre à pression ; Jean Philippe Mevy pour le LiCor... et pour la fluo, pour ces longues journées à m'enseigner les bases de la physiologie végétale à la faculté St Charles... Je remercie aussi Catherine Fernandez et Sylvie Dupouy et pour la mise à disposition des chambres à pression et leur compréhension. Merci à Anne Cy pour le Licor et les virées sur St Charles ! Merci à Teddy et Laurence pour les infos sur l'envahissement/l'invasion j'en passe et des meilleurs.

Je voudrais aussi remercier les comités scientifiques de l'International Association of Vegetation Science et de la Society for Ecological Restoration pour leur soutien financier qui m'a permis de participer à tous ces moments plus qu'enrichissants à Tartu et à Madison.

Je remercie aussi mon stagiaire, Matthieu Gauvain. Malgré cette incompatibilité d'humeur, on a quand même réussi à faire quelque chose de bien. Merci pour ton entêtement, pour tes remarques et pour tes connaissances de naturaliste. Merci aussi à Adeline Bizard qui a fait un passage furtif sur le sol de la Crau mais qui, avec sa bonne humeur et sa patience, a su apporter beaucoup à nos longues journées de relevés.

Ces 4 années ont vu aussi un grand nombre de thésards et thésardes se succéder. Outre le côté enrichissant de rencontrer des gens différents et passionnés par leur projet, j'ai également rencontré de véritables amis...

A Clémentine, pour ton écoute, merci d'avoir été là quand j'ai eu besoin de reprendre confiance en moi, pour ton accueil. Merci de m'avoir fait prendre du recul quand parfois j'avais tête baissée. Qu'aurait été cette thèse sans Mûsieur Jaunatre, notre thésard en chef ! Renaud merci pour R (« grosso modo » on était quand même mal barré), merci d'avoir préféré passer la soirée avec moi dans les ronciers alors qu'Audrey Tautou était venue juste pour te rencontrer (la frontale, les ronciers et la pleine lune, ça envoyait tellement plus de rêves), merci pour tes remarques, ton recul sur mon travail, merci pour tes connaissances en bota, ta patience aussi !

Les thésards se suivent et ne se ressemblent pas... et pourtant... Niveau exotisme j'ai été servie avec notre Malgache-Franco-Colombienne, ma Mamasita ! Swannita, outre le fait que j'ai rencontré quelqu'un d'unique, je me suis faite une amie avec un sacré accent (toi même tu sais). Merci pour ta joie de vivre, ton humour, ta sincérité, tous les moments passés chez toi chez moi au coin d'un canapé, merci pour Cabrel et pour Shakira ! Après la Colombie, place à la fille de l'« Est ». Et It's Crazy So Call Me Maybe, Isa. Merci pour les pauses café, merci pour le shopping entre midi et deux, merci pour ton soutien. Je vais juste te dire qu'au delà du fait que tu es quelqu'un de formidable, tu manques à ma vie. Puis forcément non loin de Marseille, il y a eu Le collègue, Jeff. Notre fameux supporter de l'OM : « bleu blanc mon cœur bat en bleu et blanc et c'est encore en chantant que Marseille va de l'avant ». Merci pour ça, pour l'OM et la grève des supporters, pour avoir enduré Carly lors des sorties en Crau, merci pour tous ces coups de pioches que j'aurais donnés avec plaisir pour piéger tes petites bêtes. Et merci à notre petite auvergnate sortie de sa Corrèze natale, Laure. Merci

pour ton franc-parler, pour tes visites éclaires mais toujours appréciées à l'IUT et surtout chapiteau l'artiste, tu es un vrai Padawan !

A Adeline. Chemin semé de ronces et de fourmis, on s'est soutenues, on s'est aidées, on s'est engueulées mais au final on y est arrivées... Merci pour ton amour des animaux, merci pour avoir toujours été là, pour m'avoir accueillie, et ce surtout en cette fin de thèse, merci pour tes chats, grâce à toi, maintenant je les supporte... Merci pour l'Estonie, pour tous ces moments qu'on a partagé entre Tartu et Madison, merci pour tous ces fous rires. Petit clin d'œil à ton Ferdinand. Merci aussi à lui d'avoir accepté que je reste quelques temps chez vous...

Puis des thèses sans stagiaires... Je vais remercier tous les stagiaires qui sont passés au cours de ces 4 années, qui ont fait parti de la Team Crau ... Merci à Noëlie, pour ta franchise, pour ton aide précieuse lors de cette journée à essayer de faire marcher le licor, merci à Julie pour les longues nuits de potentiel hydrique... merci à Natachi pour sa bonne humeur quand le dimanche on allait faire des relevés, à Capucine pour la construction des jeux à coléo, à Carmen et sa folie de semer des plantes sur les toits, ils sont fous ces belges ! Merci aussi à Arthur que j'ai traumatisé, merci à mon petit Kevin qui m'a supporté moi et Beyoncé, merci pour ton « voilà voilà », merci pour les m&m's, bon vent au pays des All Black et reviens nous vite. Merci à Cannelle, merci pour tout, merci pour ton aide, merci pour ces soirées, merci pour ta patience, ton écoute et ta sincérité. Bon vent l'ami, thèse ou pas, moi je ne connais pas la Vendée (Merci aussi à Jacques pour sa bonne humeur lors des soirées Coupe du Monde).

Niveau stagiaire on finira par celle qui a fait plus que marquer ma thèse, celle qui a débarqué en plein mois de février dans le grand Est en short (oui oui une grande malade). Fraichement débarquée du Brésil, ma Bichette. Je ne saurai pas par où commencer. Un merci ne suffirait pas il faudrait que je pleure une rivière : Merci pour... l'île aux Oiseaux, merci pour les chagasses et les cagoles, merci pour Bordeaux, merci pour Paris (et sa banlieue lointaine... ISSY LES MOULINEAUX STEPLAY), pour New York, pour Time Square, le Barclays Center, pour la Grosse Main (best moment ever), merci pour Clermont, pour les raquettes, Pour Alicia et Rihanna, merci pour ton amour et ton soutien au quotidien, merci d'avoir été toi et d'être toujours là pour moi. Merci pour tout ce que tu as fait.

Quatre années, cela peut être long surtout quand on est loin des gens qu'on aime. Merci à Simon et Elo, d'avoir été présents, de croire en moi. Merci pour les pizzas, les embus, pour Caen merci d'être vous. Merci à Ady et Yo. Mes chéwiessssss je vous attends. Merci à Ma Ju d'avoir fait un mariage du tonnerre avec son hardeux (Coucou M & Mme Pierre). Merci à Cécile, Seb, Sarah et toute l'équipe caennaise ! Je vous kiffe on se retrouve au 23 pour fêter tout ça. Merci à mon Caribou et mon Gouda. On aura été un trio de choc. De Paris à Wareninghen, en passant par Avignon pour finir à Montréal. On en est là. Les fluofifilles... Merci aussi à la blonde pour ses analyses NBA (j'aime toujours pas Parker... tu m'apprendras ?), merci à Nico pour les petits messages qui remontent le moral. Merci à Nat pour sa visite en terre sainte, à Cam pour son aide un long dimanche de juin à faire des mesures de PAR, merci à Julien pour le reste. Merci à Mehdi de m'avoir appris que, non l'argent ne fait pas le bonheur. Merci à la PHP, au Cameroun, à Caplin, merci à Elo et Clem (le top du top c'est vous deux les loulous), à Marie Elisabeth (ma parisienne), à Benji, à Claude, à Marie Claude et sa moitié, merci à Johann et Guingamp, merci à Alex, merci à Douala et à Fidèle (Tout est gâté dans c'te maison !), merci de m'avoir montré que tout est beau dans la vie. Merci à l'Afrique. Merci à la Beaufort Light et aux Banquettes, à la Plantain et à la Papaye, merci aux Maracujas et aux Cacahuètes. Merci au Casino et au Starland ! Merci à tous ceux que j'ai croisés et que j'ai oubliés dans ce beau pays, à Emilie et sa moitié aussi, merci et surtout « bonne arrivée » aux nouveaux expats de la Plantation du Haut Penja...

Vous quittez Njombé, Soyez prudent... Njombé-Penja, « le grenier du Cameroun ».

La thèse a vu aussi d'autres épreuves. Merci à ma Marinette et ma Auré, mes deux championnes. Avignon ne serait pas ce qu'il est sans ma Sandra. Mon garde meuble, mon amie et ma sorcière. Merci pour tout ce que tu as fait. Bon, on se la fait quand cette soirée salade ? Merci aussi à Mag et Ophé. Step by step vous êtes le top des soirées de « Avignon By Night ». Merci aussi à la promo du Master EFCE de Beaulieu 2009, merci à Jess pour son soutien (et à toute sa famille, encore félicitations pour ta Grenouille), merci à Julie pour l'INRA de Nantes, à Ju mon voisin et ami d'enfance, à François pour le run, à Marine & Emma elles sauront pourquoi. Merci aussi à toutes celles que j'ai croisé. Merci aussi à Francis et Seb, le duo de choc, ceux qui ont un peu leur part de responsabilité dans ce que je fais aujourd'hui... Merci au 23, à l'Ecume des Nuits, à PH du Quai Vendeuvre, à la Cuvée et à Monique. Merci aux PlayOff, à la NBA et à LeBron-bron pour ses longues nuits passées à hurler dans mon canapé, à pleurer de joie puis de tristesse. Welcome back Home Bronbron ! Heat, Nets & Cavaliers, le trio de Choc !

Spécial Cacedédi à La team Chagasse. Riri, Queen BEYONCEEEEE, Alicia et bien évidemment Carly. Merci pour les concerts, les soirées les parties de AirGuitare. Merci aussi à Justin qui me pleure une rivière. Merci à Jay 'z car « Forever young I wanna Be forever Young... ».

Je n'oublie pas ma famille formidableeeee. Alors par où commencer. A La team Hâté-Decaens, Super Tata, pour les aller-retours caennais, pour les remises sur le droit chemin, pour son soutien et son accueil. Aux cousins, Sollimero Solex.... Aux cousines, qui ont été pour moi mes 2 petites sœurs. Merci à mes grands parents Haté d'avoir su croire en moi. Merci à mes grands parents Masson, pour tout ce qu'ils auront fait pour moi. J'espère juste que vous êtes fiers. Sans être original, je vais remercier mes parents. Non pas seulement pour ces 4 années, mais pour les dernières 29 années qui se sont écoulées et pour celles qui suivront. Merci à Papa d'avoir toujours été un vrai bonhomme, à maman d'avoir toujours été The Best MummyEver. A mon frère et à ma sœur. Merci. Merci à mon Grand frère d'avoir toujours su me protéger, d'avoir été dispo quand j'en avais besoin, merci pour Gènes et les siestes 'tour de France'. Merci aussi à Louise de te cadrer. Merci à ma sœur. Pour tout mais surtout pour avoir bouleversé ma vie en cette journée du 16 mai 2012. Je crois que ces mots je ne les oublierai jamais. Merci pour ton amour et ton soutien. Merci pour ma Princesse (Je suis totalement fan de ma nièce) ! Merci à Antoine pour son caractère et son franc parler. Et merci à Michel pour Douala !

Voilà on arrive au bout du bout du bout. Je vais finir par la personne qui a su me prouver que le bonheur c'est assez simple en vérité, qui sait trouver les mots pour me rassurer et me faire relativiser. Celui qui en entrant dans ma vie en est devenu l'essentiel. Et ouais Mec, je parle bien de toi. Merci pour tout. Merci pour ces heures à oublier le temps, merci pour tous ces petits moments. Merci pour cette fin de thèse que tu as rendu légère & paisible. Merci pour le « dimanche » et non, on n'ouvrira pas de boucherie !

Merci Camille, "Down to ride 'til the very end, it's me and my boyfriend..."

Table des Matières

Introduction générale	1
I.1 Contexte et objectifs	3
I.2 Cadre conceptuel.....	6
I.2.1 L'écologie du paysage.....	6
I.2.2 La théorie de la hiérarchie et des systèmes emboîtés	7
I.2.3 L'écologie des communautés	9
I.2.4 Stress et perturbation	11
I.2.5 Les populations	12
I.3 Cadre appliqué	13
I.3.1 Les invasions et les proliférations	13
I.3.2 Ecologie de la Restauration et restauration écologique.....	15
I.4 Questions principales et organisation de la thèse	18
I.5 Site d'étude : La plaine de la Crau	21
I.5.1 Géologie et formation de la plaine de la Crau	22
I.5.2 Le Climat de la plaine de la Crau	23
I.5.3 Le pastoralisme en Crau.....	25
I.5.4 La Crau, un milieu unique au monde	25
I.5.5 L'agriculture et l'irrigation dans la plaine de la Crau	26
I.5.6 Autres activités.....	28
I.5.7 L'envahissement de la plaine de la Crau par une espèce envahissante semi-arbustive	28
I.5.8 Cas du Coussoul d'Ase.....	29
Partie I Impacts des changements d'usages au niveau paysager et parcellaire : causes et conséquences de l'envahissement de la plaine de la Crau par <i>R. ulmifolius</i> Schott.	33
Chapter 1 <i>Influence of Landscape composition and structure on the colonization dynamics of <i>R. ulmifolius</i> Schott.</i>	35
1.1. Abstract.....	36
1.2. Introduction	37

1.3. Methods.....	40
1.4. Results	48
1.5. Discussion	55
1.6. Conclusion	58
Chapter 2 <i>Impacts of water stress removal and disturbance regimes on Mediterranean dry grasslands diversity and their succession</i>	61
2.1. Abstract.....	62
2.2. Introduction	63
2.3. Methods.....	66
2.4. Results	72
2.5. Discussion	78
2.6. Conclusion	83
Partie II Premiers résultats d'opérations de restauration écologique pour contrôler l'expansion de <i>R.ulmifolius</i> dans la plaine de la Crau	87
Chapter 3 <i>Using shrub-clearing, draining and herbivory to control bramble (<i>Rubus ulmifolius</i> Schott) for the conservation of a Mediterranean dry grassland (La Crau, south-eastern France)</i>	89
3.1. Abstract.....	90
3.2. Introduction	91
3.3. Materials and methods.....	93
3.4. Results	101
3.5. Discussion	112
3.6. Conclusion	116
Chapter 4 <i>Disentangling the effects of clearing, grazing and draining on an encroaching species, the elm-leaf bramble: responses of water potential and morphological traits</i>	119
4.1. Abstract.....	120
4.2. Introduction	121
4.3. Materials and Methods.....	123
4.4. Results	132
4.5. Discussion	144
4.6. Perspectives.....	148
4.7. Conclusion	148

Discussion générale	149
D.1 Contribution à la compréhension du phénomène d’envahissement par une espèce apophyte.....	152
D.1.1 Les enjeux du paysage sur la dynamique de <i>R. ulmifolius</i>	152
D.1.2 Envahissement et communauté végétale steppique.....	154
D.1.3 <i>R. ulmifolius</i> , perturbations et stress	156
D.2 Gestion de l’envahissement et restauration écologique.....	158
D.2.1 A l’échelle de la plaine de la Crau	158
D.2.2 Faut-il lutter contre l’envahissement de la végétation sub-steppique et des friches culturales par <i>R. ulmifolius</i> ?	160
D.3 Perspectives de recherche	164
D.3.1 Mieux comprendre l’importance de la matrice paysagère.....	164
D.3.2 Etudier les interactions plante-plante	165
D.3.3 Etudier les interactions plante - animal.....	166
D.3.4 Perspectives pour les populations de <i>Rubus</i>	167
Conclusion Générale.....	171
Bibliographie.....	173
Annexes.....	199
Appendix 1. Liste des Productions scientifiques réalisées durant la période de thèse	200
Appendix S.2.1. Taxa recorded in the nine study sites in the La Crau steppe (southeastern France)	202
Appendix S.3. Article faisant suite aux actes du colloque EcoVeg 9	206
Appendix 3.1. Taxa recorded in 9 treatments to control bramble colonization in the "Coussoul d’Ase"	221

Table des Tableaux

Table 1. 1	Main characteristics of the nine study sites in the plain of La Crau, south-eastern France: abbreviation; GPS position (see Fig.1.2); F = fallow sites, I = dry grasslands with water infiltrations only and FI = fallows sites with water Infiltrations.	45
Table 1. 2	Landscape parameters calculated for the nine study sites in the plain of La Crau, south-eastern France and used as independent variables in statistic analyses.	47
Table 2. 1	Main characteristics of the nine study sites in the plain of La Crau, southeastern France: abbreviation; GPS position (see Fig. 2.1.); treatment applied at each site (F, I and FI).....	67
Table 2. 2	Number of taxa per treatment and number of taxa only found in each of the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in La Crau steppe, southeastern France.....	72
Table 2. 3	Results of a multiple comparison (post-hoc) performed using the glht function with the Tukey on a mixed model which has tested the effect of 1) perturbation; 2) presence of brambles and 3) perturbation and brambles on species richness. Sites were used as random effect.....	76
Table 3. 1	Table showing the 8 treatments in the “Coussoul d’Ase” in La Crau (south-eastern France): with or without <i>B. phœnicoides</i> . Each treatment was replicated 3 times in both areas. Cross indicates that treatments were applied. C: Shrub-Clearing; NC: No Shrub-Clearing; G: Grazing; NG: No Grazing; D: Draining; ND: No Draining.....	99
Table 3. 2	Soil characteristics of the different areas for the 8 variables tested in the reference dry grassland (N = 6), the area with <i>B. phœnicoides</i> (N = 24) and the area without <i>B. phœnicoides</i> (N = 24) in the “Coussoul d’Ase” (La Crau, south-eastern France). The given values are means ± standard errors, df, F etp correspond to the degree of freedom, the F-value and p-value from ANOVAs testing for each variable. Chisq correspond to the Chi square value from the Kruskal Wallis test when normality was not verified. Within a row, two cases with a different letter have significantly different values according to Tukey Honest Significant differences post hoc tests or to Pairwise Wilcox test with a Bonferroni correction when values were not normal.	103
Table 3. 3	Results of linear mixed models testing the effects of ‘year’, ‘area’, ‘treatment’ factors on Species Richness (RS), Shannon Index (H’), Bray-Curtis index (BC), bramble cover and bare ground and on bramble and vegetation heights in the “Coussoul d’Ase” (La Crau, south-eastern France). For each model, a fixed factor was considered, the other two being placed in random factors (p-value <0.001 ***, p-value <0.01: **, p-value <0.05: *).	109
Table 4. 1	Table of the 7 treatments applied to control bramble from 2010 to 2013 in the dry grassland reference and the control in the Crau plain” (south eastern, France). Cross	

	indicated that treatments were applied. C: Scrub-Clearing; NC: No Scrub-Clearing; G: Grazing; NG: No Grazing; D: Draining; ND: No Draining.....	129
Table 4. 2	Results of linear mixed models testing the effects of each treatment and their interactions of two and three treatments on the leaf water potential of <i>R. ulmifolius</i> from 2010 to 2013, in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor (one treatment or an interaction between two or three) was considered, others being placed as random factors. (p-value <0.001 ***, p-value <0.01: **, p-value <0.05: *, NS ; not significant).....	136
Table 4. 3	Results of linear mixed models testing the effects of factors « years » and « treatment » on <i>Rubus</i> shoot diameters, number of leaves and flowers, Maximum height of <i>Rubus</i> and herbaceous vegetation, <i>Rubus</i> and herbaceous vegetation cover from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor was considered, others were chosen as random factors. (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01: **, p-value < 0.05: *).....	140
Table 4. 4	Results of linear mixed models testing the effects of each treatment and their interactions on the Maximum height of herbaceous vegetation and <i>Rubus</i> , vegetation and <i>Rubus</i> cover, <i>Rubus</i> shoot diameters and numbers of <i>Rubus</i> leaves and flowers from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor (one treatment or a interaction between two or three) was considered, the others were chosen at random factors. (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01: **, p-value < 0.05: *, NS ; no significantly effect).....	141
Table 4. 5	Results of linear mixed models testing the effects of the factors “year”, “period of the year”, “period of the day”, “treatment” and of their interactions on the Water Leaf Potential of <i>R. ulmifolius</i> from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each linear mixed model, one fixed factor was considered, others singles being placed as random factors (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01**)......	142

Table des Figures

Figure I. 1	Schéma général de l'organisation de la thèse	19
Figure I. 2	Localisation en France et carte géologique de la plaine de la Crau	22
Figure I. 3	Diagramme ombrothermique représentant les températures (°C) moyennes et les précipitations (mm) mensuelles de janvier 2010 à novembre 2013 dans la plaine de Crau (sud-est de la France). Données Météo France. Source : Unité EMMAH, INRA Avignon, station météorologique du Centre de la Crau	24
Figure I. 4	Canal d'irrigation et submersion d'une prairie irriguée sur le domaine du Merle (mars 2014). Source : Solène Masson, IUT Avignon/IMBE.....	27
Figure I.5	Photographies aériennes du Coussoul d'Ase attestant de la présence du pâturage et de l'évolution du paysage aux alentours de la parcelle entre 1955 et 1992 (Source IGN, 1955 : 1/25000 ^e ; 1979 & 1982 : 1/30000 ^e et 1992 :1/20000 ^e)	30
Figure I. 6	Profils de sols réalisés sur le Coussoul d' Ase en mars 2012 dans la zone de friche avec ou sans infiltrations hydriques et dans la référence steppique	32
Figure 1. 1	Land-uses in the plain of la Crau in 2006 (From CEEP 2006, modified by Masson) .	42
Figure 1. 2	Geographical position and map of La Crau in south-eastern France with the nine study sites represented by: triangle for Fallow sites (F), squared for sites with water Infiltrations only (I) and cross for Fallows sites with water Infiltrations (FI). See Table 1.1 for site abbreviations	44
Figure 1. 3	Average cover of bramble and standard errors in fallow without water infiltrations (F), dry grasslands with water infiltrations only (I) and fallow with water infiltrations (FI) the two years studied (1992 & 2008) in the La Crau plain (southeastern France). Bars sharing a common letter are not significantly different (Tiny letter for 1992 and uppercase for 2008 for $p < 0.001$, *** & $p < 0.01$ ** for differences between years in the same type of site.	49
Figure 1. 4	Average cover of bamble in 2008 and standard errors in the 9 studied sites of the La Crau plain (southeastern France) in function of the cover classes Class 3 = 37.5%, 4 = 62.35 % et 5 = 87.5 %, in fallow without water infiltration (F), dry grasslands with water infiltrations (I) and in fallow with water infiltrations (FI). Bars sharing a common letter are not significantly different.	50
Figure 1. 5	Mapping of the bramble encroachment in 2008 on a fallow with water infiltrations (le "Coussoul d'Ase", the La Crau plain, southeastern, France) realized with a 25 x 25m grid in function of cover rates classes. Pale yellow:5 %; yellow: 17.5 %; orange: 37.5 %; red: 62.5 % and dark red: 87.5 %.	51
Figure 1. 6	Average landscape heterogeneities and standard errors in the buffer zone of 1km diameter around fallow without water infiltrations (F), around dry grasslands with water infiltrations (I) and and around fallow with water infiltrations (FI) the two years studied (1992 & 2008) in the La Crau plain (southeastern of France). Bars sharing a common letter are not significantly different (Tiny letter for 1992 and uppercase for 2008 for $p < 0.001$, *** & $p < 0.01$ ** for differences between years in the same type of site.....	52

Figure 1. 7 PCA ordination of landscape parameters on 9 sites in the La Crau plain, south-eastern France (2008). Samples from each type of site are grouped by full lines: water infiltrations in light grey, fallow in grey and fallow with water Infiltrations in black grey. Arrows represent landscape variables (Area: site area; D_wet: distance between site and wetland; D_canal: Distance between site and irrigation canal; Cover: Global percentage of *Rubus* in the site; to R1 at R5: Cover of bramble in function of the average cover in each cell of grid on each study site: 1 for 5% covered by brambles, 2 for 17.5%, 3 for 37.5%, 4 for 62.5% and 5 for 87.5% ; Woodland, Grassland, Steppe, Crops, Wetland, Fallow, Urban, Cereals, Orchards: area of each habitat in the buffer zone of 1km diameter)..... 54

Figure 2. 1 Geographical position and map of La Crau with the nine study sites represented by: cross for Fallow and Infiltrations sites, squared for Infiltrations sites and triangle for Fallow sites (see **Table 2.1** for abbreviations)..... 66

Figure 2. 2 Example of sampling design for one of the nine study sites in La Crau, southeastern France. A total of 30 quadrats were sampled at random for each treatment, ten controls (C), ten disturbed without brambles (Fallow (F), Infiltration (I) and Fallow with Infiltration (FI)) and ten disturbed with brambles (Fallow with brambles (FR), Infiltration with brambles (IR) and Fallow with Infiltration and brambles (FIR)). Dark grey patches represent the bramble shrubs. 70

Figure 2. 3 Species-treatment biplot, presenting the results of the Canonical Correspondance Analysis (CCA). Only species with a high contribution to axis 1 and 2 have been coded. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles; in nine sites on the La Crau plain in south-eastern France. 74

Figure 2. 4 Similarity dendrogram realized on the 27 groups of 1m² quadrats (3 sites x 3 replicates x 3 treatments). C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles; in nine sites on the La Crau plain in southeastern France. Euclidean distance was used to study the similarity.....75

Figure 2. 5 Average species richness (1m²) measured in the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, southeastern France ($\chi^2=142.31$, df =6, p-value < 0.001). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different. 76

Figure 2. 6 Jaccard Index measured in the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, southeastern France ($\chi^2=413.72$, df =6, p-value < 0.001). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different.77

Figure 2. 7 Functional species richness based on CSR strategies (Grime 1979) for the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, south-eastern France (Stress Tolerant species: $\chi^2=116.9$, df =6, p-value < 0.001; Competitor species: $\chi^2=105.56$, df =6, p-value <

0.001; Ruderal species: $\chi^2=81.99$, df =6, p-value < 0.001). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different. 78

- Figure 3. 1** Study site “Coussoul d’Ase” in France and in La Crau plain (south-eastern France).93
- Figure 3. 2** Aerial photographs of the “Coussoul d’Ase”study site in La Crau (south-eastern France) showing the 30 ha plowed in 1979 and the abandonment since 1984 of the formerly cultivated plot, which has been colonized by bramble since that period (Base IGN, 1955: 1/20000^e; 1979 & 1982: 1/30000^e; 1992:1/20000^e) 95
- Figure 3. 3** Map of experimental design map realized on the “Coussoul d’Ase” site in La Crau (south-eastern France) showing the three area (with *B.phoenicoïdes* in blue,without *B.phoenicoïdes* in green and in orange the steppe reference). Treatments are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing. The black symbols indicate that the treatment is not applied, in white that is applied. 98
- Figure 3. 4** PCA ordination based on the 54 soil samples and 8 soil variables analyzed in the 3 areas (with and without *B. phœnicoïdes* and reference dry grassland) identified in the "Coussoul d’Ase" (La Crau, south-eastern France). 102
- Figure 3 5** NMDS ordination based on 162 vegetation samples (25m²) and 245 species recorded between 2011 and 2013 in the "Coussoul d’Ase" (La Crau south-eastern France) shows the effects of each treatment for each year. Ellipses in pale grey represent 2011, in medium grey 2012 and in dark grey 2013.104
- Figure 3 6** NMDS ordination based on 162 vegetation samples (25m²) and 245 species recorded between 2011 and 2013 in the "Coussoul d’Ase" (La Crau south-eastern France) shows only effects for each area for each year without taking into account treatments. Ellipses in pale grey represent 2011, in medium grey 2012 and in dark grey 2013. 105
- Figure 3 7** NMDS ordination based on 162 vegetation samples (25m²) and 245 species recorded between 2011 and 2013 in the "Coussoul d’Ase" (La Crau south-eastern France) shows only annually shrub-cleared and grazed, drained or not drained treatments with the reference dry grasslands. Ellipses in pale grey represent 2011, in medium grey 2012 and in dark grey 2013.106
- Figure 3 8** Mean Values of bramble cover, bare ground, herbaceous vegetation and bramble height for the 8 treatments studied and in the reference dry grassland (ref) for the 3 years studied (2011-2013), regardless of area, in the "Coussoul d’Ase" (La Crau, south-eastern France). Error bars represent standard errors; bars sharing a common letter are not significantly different (Tukey HSD multiple comparisons test). (NC: No Shrub Clearing; C: Shrub Clearing; ND: No Draining; D: Draining; NG: No Grazing; G: Grazing) (N=6).108
- Figure 3.9** Mean values of species-richness (a), Shannon index H' (b) and Bray-Curtis index (c) for the 8 treatments and in the reference dry grassland for the 3 years studied (2011-2013) in the "Coussoul d’Ase" (La Crau, south-eastern France). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different (Tukey HSD multiple comparison tests). 110
- Figure 3.10** Abundance means values for selected contributive species, showing a range of responses to the different treatments in the "Coussoul d’Ase" (La Crau, south-eastern France). Error bars represent standard errors). (NC: No Shrub Clearing; C: Shrub Clearing; ND: No Draining; D: Draining; NG: No Grazing; G: Grazing) (N=6).112

- Figure 4. 1** Study site the “Coussoul d’Ase” in France and in the Crau plain (south eastern France)..... 125
- Figure 4. 2** Aerial photographs of the “Coussoul d’Ase” in the Crau plain (south eastern France) showing the presence of natural *Quercus ilex* thickets in 1955, the plowing of 30 ha in 1979 and the abandonment of the cultivated area colonized by bramble since 1982. 126
- Figure 4. 3** Map of experimental design realized on the “Coussoul d’Ase” in the Crau plain (south eastern France) showing the three area (with *B.phoenicoïdes* in blue, without *B.phoenicoïdes* in green and the steppe reference in orange). Treatments (white: treatment applied, black: no treatment) are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing. 129
- Figure 4. 4** Measurement locations of soil resistivity realized at 50 cm deep in the “Coussoul d’Ase” (October 2012) in the La Crau plain (south eastern France). Treatments (white: treatment applied, black: no treatment) are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing. The resistivity is represented in blue for the class (56; 202 [Ohm.m, in white for the class (202.0001; 290[Ohm.m and in red for the class (290.0001; 726.3[Ohm.m..... 133
- Figure 4. 5** PCA realizes on the 54 plots localized in the “Coussoul d’Ase” in Autumn 2010 in the Crau plain (south eastern France). Samples from each identified areas (fallow and the reference dry grassland) are grouped with full lines. Arrows represent soil variables (Clay, Fine & Coarse silt, Fine & Coarse sand, Total carbon, CEC = Cation Exchange Capacity & Soil Resistivity at 50 cm). 134
- Figure 4. 6** Means leaf water potentials measured at predawn during July 2011,2012 and 2013 in the different treatments applied on the fallow (grey) and the dry grassland (black) of the « Coussoul d’Ase » in the La Crau plain (south eastern France). 135
- Figure 4. 7** Means leaf water potentials measured at predawn during September 2011 in drained or not drained treatments (D, hatched ; ND: white), grazed or not (G: hatched, NG: white) and in the dry grassland (the reference) of the « Coussoul d’Ase » (black) in the La Crau plain (south eastern France). (***: p-value < 0.001). 138
- Figure 4. 8** Means leaf water potentials measured at midday during September a) 2011 in cleared or not cleared treatments (C: hatched ; NC: white), b) 2013 in grazed or not grazed treatments (G:hatched , NG: white) and in the dry reference grassland (black) of the « Coussoul d’Ase » in the La Crau plain (south eastern France). Letters indicated significant differences between treatments for p-value < 0.001. 139
- Figure 4. 9** Evolution of Photosynthetic Active Radiation ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) from November 2010 to September 2013 in the different treatments in the “Coussoul d’Ase” in the La Crau plain (south eastern France). The dashed lines indicate clearing in November 2010. + indicate that during the grazing period (light grey) and / or the period of summer drought (dark grey), plot were grazed and / or drained by trenching. The arrows indicate when the brush was made (***: p value <0.001). 144

Introduction générale

I.1 Contexte et objectifs

Si tous les êtres vivants agissent sur leur environnement, l'Homme y tient une place particulière et a su au cours de ces derniers siècles profondément modifier un grand nombre d'écosystèmes (Vitousek et al. 1997). Actuellement, près de 43%, voire la moitié de la surface de notre planète est, ou a été, transformée par l'homme (Vitousek et al. 1997; Blondel 2008; Barnosky et al. 2012). Les conséquences de cette domination sont à l'origine des changements globaux, combinaison des changements climatiques et d'usages résultant des activités anthropiques (*Millenium Ecological Assessment* 2005; Blondel 2008). Parmi eux, les changements d'usage des terres et les invasions biologiques qu'ils entraînent, sont considérés comme étant les plus grandes menaces pour la biodiversité et les services écosystémiques (Tilman 1997; Tilman et al. 2001; Teyssède 2004; *Millenium Ecosystem Assessment* 2005).

Afin de quantifier cet impact anthropique, Wackernagel & Rees (1996) ont développé la notion d'“empreinte écologique” correspondant à la superficie terrestre et aquatique nécessaire pour produire les ressources et assimiler les déchets. Si théoriquement pour assurer la pérennité de notre planète l'empreinte écologique global ne devrait pas dépasser 1.5 hectare par habitant, elle est actuellement en moyenne de 9.6 ha pour un Nord Américain et de 4.8 ha en pour un Européen (Bologna 2001). Outre la surexploitation des ressources, l'augmentation de l'empreinte écologique correspond également à la destruction, la transformation et la fragmentation des écosystèmes. Elle entraîne également une augmentation de l'utilisation massive de produits chimiques perturbant les cycles biogéochimiques et favorise les invasions biologiques, animales ou végétales, conduisant à la banalisation et à la destruction de la biodiversité locale et globale (Kiviniemi 2008; Blondel 2008). Les deux composantes des changements globaux que sont les changements climatiques et d'usages entraînent ainsi une érosion accélérée de la biodiversité (Chapin et al. 2000), cette dernière étant même considérée comme la 6^{ème} crise d'extinction majeure de la biodiversité (Pimm et al. 1995; Sala et al. 2000; Barnosky et al. 2012).

Les propriétés des écosystèmes dépendent des espèces qui les composent, de leur abondance, de leur répartition dans l'espace, ainsi que de leurs caractéristiques

fonctionnelles (Hooper et al. 2005). La structure et la diversité des communautés jouent un rôle fondamental (Naeem et al. 2009). Or, l'érosion de la biodiversité entraîne des modifications dans le fonctionnement des écosystèmes et dans les services qu'ils rendent (Teyssèdre 2004). La question de la place de l'homme dans la nature est alors à reconsidérer. Si l'homme domine les écosystèmes, il entraîne aussi leur appauvrissement. Ses modes d'actions doivent donc être remis en cause. La prise de conscience tardive de l'intérêt des services écosystémiques et de la biodiversité les placent actuellement au centre des politiques environnementales mondiales (*Millenium Ecosystem Assessment* 2005; Costanza et al. 2007; Wendland et al. 2010; *Convention on Biological Diversity CBD COP* 2011; Sommerville et al. 2011). S'il est possible de conserver et de préserver la nature, les changements globaux subis par les écosystèmes sont tels que la moitié d'entre eux n'auraient plus la capacité de se régénérer naturellement (Vitousek et al. 1997; Sala et al. 2000; Loreau et al. 2001).

Ainsi, lorsque la dégradation des écosystèmes est trop avancée, il est nécessaire de les restaurer en utilisant les techniques de la restauration écologique qui ont notamment pour objectif d'orienter et d'assister le retour spontané des communautés végétales, essentielles au bon fonctionnement des cycles biogéochimiques et des chaînes trophiques (Temperton et al. 2004). La restauration écologique s'appuie sur les connaissances en écologie de la restauration, discipline permettant de comprendre les principes et mécanismes qui régissent l'assemblage et le fonctionnement des communautés dans le but de favoriser le rétablissement d'un écosystème dégradé ou détruit (Aronson et al. 1995).

Les conséquences d'une dégradation ou d'un régime de perturbations se manifestent à différents niveaux, de manière isolée ou en synergie, entraînant ainsi la modification du fonctionnement écosystémique et le déclin de la biodiversité (Vitousek et al. 1997). Il est alors nécessaire d'étudier les systèmes écologiques par une approche intégrative en s'intéressant non seulement aux mécanismes et processus écologiques qui sont à l'origine de sa structure et de son fonctionnement mais aussi aux différentes échelles et niveaux d'organisation où ils s'expriment. En effet, si les fonctions d'un écosystème sont le résultat de l'assemblage des espèces qu'il abrite, la distribution mais aussi la structure des communautés sont le résultat de processus écologiques auxquels elles sont soumises. Ainsi, sous l'effet des perturbations, des stress, des conditions climatiques et des activités humaines, les espèces s'y répartissent (Levin 1992). La structure spatiale de l'habitat joue alors un rôle primordial dans la stabilité de

l'écosystème et le maintien de sa biodiversité mais également dans l'apparition d'espèces exotiques ou la prolifération d'espèces autochtones (Tilman 1994; Dark 2004). Les espèces tendent en effet à modifier leur aire de répartition lorsque leur habitat est menacé. Dans le cas des espèces végétales, organismes sessiles, leur survie dépend donc de leur capacité de résistance aux perturbations mais aussi de leur capacité de dispersion vers de meilleurs habitats.

Or, l'arrivée et le développement d'une espèce allochtone, espèce étrangère au milieu (Richardson et al. 2000) au-delà de son aire de répartition naturelle, peut ainsi grandement modifier la biodiversité autochtone en fonction de ses propres traits fonctionnels (Mooney & Drake 1986; Cronk & Fuller 1995). Ce phénomène est alors considéré comme une invasion biologique (Richardson et al. 2000). Un autre phénomène tout aussi important concerne la prolifération des espèces apophytes : espèces indigènes dont l'aire de répartition est naturellement limitée à une petite zone mais dont le développement est favorisé par les activités humaines (Quezel et al. 1990; Zajac & Zajac 2009). La présence de ces espèces peut en effet modifier les interactions entre les espèces natives, entraînant ainsi une perte de biodiversité et une altération du fonctionnement de l'écosystème (Chen et al. 2014).

Nos objectifs principaux sont ainsi pour un écosystème de pelouse sèche méditerranéenne :

1. d'améliorer les connaissances théoriques sur les mécanismes intervenant dans la prolifération d'une espèce apophyte envahissante (la ronce, *Rubus ulmifolius* Schott.) et plus particulièrement de mieux comprendre les rôles des changements d'usages (perturbations culturelles et/ou levée du stress hydrique) au niveau la matrice paysagère et de la communauté végétale;
2. de tester des impacts d'opérations expérimentales de restauration écologique (débroussaillage, pâturage, assèchement) sur la communauté végétale cible (la pelouse sèche) et sur le fonctionnement de la population de *R. ulmifolius* à partir de la mesure de traits morphologiques et physiologiques.

I.2 Cadre conceptuel

Les travaux de cette thèse se situent à la conjonction de deux disciplines fondamentales de l'écologie : l'écologie du paysage et l'écologie des communautés, ainsi que d'une discipline appliquée: l'écologie de la restauration. Seront d'abord présentées les différentes théories qui ont guidé ces travaux en effectuant des parallèles avec notre modèle biologique (la ronce) et notre site atelier (la plaine de Crau).

I.2.1 L'écologie du paysage

En 1975, Richard a défini le paysage comme étant une traduction spatiale de l'écosystème. Il considérait qu'il était sa partie visible et proposait d'étudier indépendamment sa structure de son fonctionnement. Forman et Godron en intégrant la notion d'interaction le définiront quelques années plus tard (1986) comme étant "une portion d'un territoire homogène composée d'ensemble d'écosystèmes en interaction". Le paysage est considéré comme un niveau d'organisation supérieur à celui de l'écosystème, puisqu'il peut en regrouper un ou plusieurs, mais inférieur à la région et au continent (Burel & Baudry 1999). Cependant, si cette définition est juste d'un point de vue scientifique, elle doit intégrer l'Homme comme facteur majeur influençant la dynamique des paysages. Dans cette étude, nous retiendrons donc que "le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur aux écosystèmes, caractérisé par son hétérogénéité et sa dynamique gouvernée par l'Homme" (Burel & Baudry 1999). Le paysage représente donc une certaine traduction des interactions environnement-activités anthropiques dont la perception actuelle est le résultat d'interactions présentes et passées.

Pour comprendre le fonctionnement du paysage, Forman et Godron (1986) proposent le modèle conceptuel "tâche-corridor-matrice". Le paysage est donc composé de tâches (*patches*), connectées entre elles par un réseau de corridors, éléments linéaires résultant en général des activités humaines. L'ensemble des tâches correspond à la mosaïque paysagère, celui des corridors au réseau et l'ensemble des deux forment la matrice paysagère.

Le paysage est considéré comme un système hiérarchisé ouvert, un ensemble d'éléments en interaction les uns avec les autres (Von Bertalanffy 1968). Bien que matériellement

indépendant les uns des autres et distribués aléatoirement dans l'espace et le temps, ces éléments sont dépendants dans leur fonctionnement et leur évolution (e.g. autocontrôle, contrôle direct, réciproque ou encore unilatéral). Leur association permet l'émergence de nouvelles propriétés (Von Bertalanffy 1968) et la création de niveaux supérieurs d'organisation, chaque élément du niveau inférieur étant soumis à une action du niveau supérieur. Le contexte spatial et temporel influençant la dynamique des processus écologiques, la composition et l'organisation du patron paysager (à savoir de la matrice, des tâches et du réseau de corridors) sont déterminants pour la dynamique des processus écologiques (Forman & Godron 1986).

Dans la plaine de la Crau, le phénomène d'envahissement par *R. ulmifolius* doit donc être appréhendé en considérant les modifications de la matrice paysagère. Celle-ci est en effet composée d'une mosaïque de parcelles agricoles, industrielles, urbaines, militaires et de corridors (canaux, haies, talus routiers, voies de transhumances, etc.) en forte évolution depuis les deux derniers siècles suite aux changements d'usages.

1.2.2 La théorie de la hiérarchie et des systèmes emboîtés

Si la notion d'hétérogénéité soulève l'importance de l'organisation ou de la composition dans le déroulement des phénomènes écologiques, celle d'échelle est à mettre en lien direct avec la théorie de la hiérarchie d'Allen & Starr (1982). Elle est définie comme “*a theory that applies hierarchy to organize concepts and interpret ecological complexity*” (Ahl & Allen 1996). Elle renvoie à la dimension spatiale d'un objet ou d'un processus. Le choix des échelles dans l'étude d'un processus est primordial car cela permet de bien décrire le phénomène observé, ses causes et effets (Dumas 2006). La théorie de la hiérarchie permet d'appréhender, par une approche multiscalaire, la notion de système, et donc ici de paysage. Selon Allen et Starr (1982), le paysage résulte des interactions existant entre les différents éléments des niveaux inférieures qui le composent. Grâce à la théorie de la hiérarchie, étudier un phénomène écologique pourra se faire à plusieurs niveaux, permettant ainsi de le comprendre de manière holistique plutôt qu'analytique.

Cette théorie de la hiérarchie repose sur le fait qu'il existe une corrélation entre les échelles de temps et d'espace. Chaque événement se déroule à une échelle spatio-temporelle déterminée, la rapidité de chaque événement permettant de les hiérarchiser. Ainsi les processus lents seront assimilés à de hauts niveaux d'organisation tandis que les phénomènes rapides, à des niveaux inférieurs. Cette vitesse est caractéristique de chaque niveau d'organisation. Les phénomènes avec des vitesses de réalisation très différentes n'interagissent que peu entre eux (Burel & Baudry 1999).

Les niveaux supérieurs sont donc composés d'entités larges animées de mouvements lents, alors qu'elles sont de petites tailles et rapides pour les niveaux inférieurs, ce qui explique le caractère taille-dépendance de la dynamique de réalisation du processus. Ces systèmes hiérarchisés possèdent deux structures : une verticale et une horizontale (Wu 1999). La structure verticale est asymétrique : les niveaux supérieurs jouent un rôle de contraintes, en fixant un cadre au déroulement du phénomène, alors que les niveaux inférieurs peuvent être définis comme étant les conditions limitantes, liées par exemple à la nature des éléments dans une hiérarchie emboîtée. Ces conditions sont définies par O'Neill et al. (1989) comme étant le potentiel biotique des composants. Tandis que la structure horizontale est symétrique et peut se différencier selon la force des interactions exercées entre deux entités. En se basant sur les principes de cette théorie et sur "*the Triadic Structure*" (O'Neill et al. 1989), un système écologique doit généralement être étudié à trois niveaux d'organisation pour comprendre son fonctionnement. En effet, si un phénomène se déroule à un niveau n , il est également indispensable de l'étudier au niveau $n+1$ afin d'être en mesure de prendre en compte le ou les mécanismes à l'origine de ce dernier et de s'intéresser au niveau $n-1$ pour comprendre les conséquences de celui-ci.

Dans notre étude, l'analyse de la structure du paysage ($n+1$) est donc essentielle pour comprendre les causes de la prolifération de la ronce au niveau de la communauté végétale (n) et ses conséquences sur les populations de plantes qui composent cette communauté dont la dynamique de l'espèce envahissante ($n-1$).

1.2.3 L'écologie des communautés

Cette discipline étudie les processus et mécanismes liés à la diversité, l'abondance et la composition d'une communauté, soit un ensemble d'espèces partageant un environnement commun. Pour Gibson (2009) la communauté est ainsi le niveau d'organisation supérieur à la population et inférieur à celui de l'écosystème. L'organisation d'une communauté est le résultat d'interaction abiotiques, biotiques et de régimes de perturbations. Les espèces apparaissent et coexistent. Deux approches du concept de communauté se sont longtemps opposées. A la vision Clémentienne qui la considérait comme une organisation holistique et déterminée évoluant vers un état unique stable, le climax (Clements 1916, 1936), s'opposait celle de du concept individualistique de Gleason (1926, 1939) qui considérait la communauté comme le résultat de la somme de la dynamique des populations, déterminées par les caractéristiques de chaque espèce. La communauté est désormais communément acceptée comme "*an assemblage of populations of living organisms in a prescribed area or habitat*" donc à un compromis entre ces deux visions (Krebs 1972). Elle est donc un système dynamique ouvert dans le temps et dans l'espace, reflétant la croissance des différentes espèces qui la composent et leurs réponses face aux perturbations (Gibson 2009). Elle peut ainsi évoluer de façon continue ou en suivant des états successifs d'équilibre stable et temporaire (Sutherland 1974).

Les successions sont les changements d'espèces qui ont lieu au sein d'une communauté végétale au cours du temps (Clements 1916; Walker & Del Moral 2003). Il en existe deux grandes catégories : les successions dites primaires qui ont lieu sur des milieux nouvellement formés, avec un substrat stérile ou un niveau de nutriments limitant (Walker & Del Moral 2003) et les successions dites secondaires qui ont lieu suite à une perturbation, un stress ou encore un changement dans les facteurs agissant sur la structure de la végétation. Le milieu dans ce cas est riche en matière organique et les nutriments ne sont pas des facteurs limitant au développement de la nouvelle végétation (Mesléard & Lepart 1991; Hobbs & Cramer 2007).

Sous l'action de facteurs abiotiques et biotiques, la végétation évolue et passe par différents stades intermédiaires, plus ou moins stables dans le temps (Sutherland 1974). Cette succession d'états est appelée trajectoire. Elle est d'autant plus difficile à prédire que les

facteurs agissant sur l'organisation de la végétation sont stochastiques. Les régimes de perturbations et de stress sont non seulement des composants importants dans la structuration des communautés végétales mais aussi dans la direction de leur trajectoire (Gibson 2009).

Dans le cas des pelouses sèches méditerranéennes, ces communautés végétales sont souvent considérées comme un stade régressif de successions allogéniques (liées aux facteurs abiotiques) issues du défrichement de stades forestiers anciens dont la dynamique autogénique secondaire (liées aux interactions uniquement biotiques) est actuellement contrôlée par les régimes de perturbation (pâturage et incendies pastoraux). Elles sont cependant aussi considérées en tant que stade de successions autogéniques bloqué par des conditions limitantes stationnelles (un substrat oligotrophe perméable) dont le niveau de forçage est augmenté par les pratiques d'exploitation traditionnelle.

Dans la plaine de la Crau, l'origine de la communauté végétale est encore controversée. Considérée par les phytosociologues (Moliner & Tallon 1950) et les palynologues (Triat-Laval 1975) comme un stade ultime de régression de la forêt de chênes verts (encore présents sur les costières au sud de la pseudo-steppe), des études pédo-anthracologiques récentes n'ont cependant pas permis de le confirmer (Henry 2009). Aucun ancien charbon de bois d'espèces ligneuses n'a ainsi été retrouvé, et cela notamment dans le centre de la Crau (Henry 2009 ; Henry et al. 2010). La communauté végétale de pelouse sèche de Crau pourrait donc correspondre à un stade dit "sub-climacique" (Devaux et al. 1983). Ainsi, même si le retrait du pâturage ovin traditionnel et des régimes d'incendies pastoraux pourrait induire des changements de composition, de richesse et de structure de la strate herbacée, celui-ci n'impliquerait cependant pas une colonisation par des ligneux car elle serait bloquée par les conditions de sécheresse climatique et édaphique (Henry 2009).

I.2.4 Stress et perturbation

Grime (1979) définit une perturbation comme un événement entraînant une altération ou une perte de biomasse d'un individu, Pickett & White (1985) comme un événement ponctuel relativement discret, imprévisible et conduisant à la destruction d'une partie ou de la totalité de la biomasse de l'écosystème et désorganisant sa structure, sa communauté et pouvant modifier les propriétés physico-chimiques du sol. Un stress est alors défini par ces mêmes auteurs comme un événement entraînant une perte de biomasse, prévisible dans le temps, et considéré comme inhérente au fonctionnement de l'écosystème. Grime (1979) considère ainsi un stress comme étant une contrainte externe qui limite la production de matière sèche d'une partie ou de la totalité de la végétation.

La distinction entre ces deux types d'événements n'est cependant pas toujours aisée, un phénomène pouvant ainsi être assimilable à un stress ou une perturbation en fonction de l'échelle d'observation de l'événement (Pickett et al. 1989). Le terme "perturbation" sera donc employé lorsque le seuil de tolérance d'un organisme est dépassé (Grime 1977; Sousa 1984). Une perturbation se caractérise ainsi en fonction de son intensité mais aussi de sa durée et de sa prévisibilité (White & Jentsch 2001). Keddy (1992) ajoute à ces 3 composantes une caractéristique spatiale considérant ainsi qu'une perturbation se définit en fonction de la surface sur laquelle elle se déroule. Les perturbations peuvent être de deux types : endogène et exogène. Le terme "endogène" est utilisé pour une perturbation faisant partie intégrante du système, qui a évolué en développant lui-même des adaptations aux contraintes imposées par la récurrence de la perturbation. A l'inverse, une perturbation "exogène" est totalement externe au fonctionnement ou à la dynamique de succession de l'écosystème. Néanmoins ce type de perturbations exogènes peut être le résultat de modifications de perturbations endogènes (McIntyre & Hobbs 1999).

Dans cette étude, la prévisibilité est considérée comme la propriété permettant de faire la distinction entre stress et perturbation. Le pastoralisme et les régimes d'incendies sont des activités souvent utilisées pour la gestion des milieux ouverts, ces phénomènes récurrents seront ici considérés comme étant des stress tout comme la répétition des sécheresses estivales. En effet, même s'ils entraînent une diminution de la biomasse végétale, ils permettent cependant son retour sur le très court terme. Mais, la récurrence et la fréquence de ces phénomènes ne doit pas dépasser un certain seuil afin de laisser cette résilience s'exprimer. La présence d'infiltrations hydriques résultant de la réalisation de prairies irriguées en bordure de la communauté végétale correspondra bien quant à elle, à une levée du stress hydrique édaphique. Enfin, les phases culturales seront considérées comme une perturbation exogène de part leurs caractères totalement imprévisibles mais aussi très ponctuels dans le temps (Buhk et al. 2007).

I.2.5 Les populations

Une population est un groupe d'individus d'une même espèce vivant dans un même milieu au même instant. Lorsque des changements ont lieu à au niveau du paysage, ces derniers peuvent alors modifier la dynamique des populations directement ou indirectement via la communauté. En effet, en réponse aux modifications de leur environnement, les populations peuvent adopter différentes stratégies adaptatives (Grime 1979). Les changements dans les régimes de perturbations peuvent ainsi favoriser les invasions par interactions négatives entre les espèces, en diminuant leur pouvoir de compétition (Hobbs 1989).

Ces invasions peuvent être causées par deux types de populations. Elles peuvent être liées à l'arrivée d'une nouvelle espèce dans le pool d'espèces local. Il peut s'agir d'une espèce invasive exotique ("*invasive species*" en anglais) ou d'une espèce envahissante du pool local ("*encroaching species*" en anglais) comme dans le cadre de notre étude où les causes et les conséquences de l'accroissement de la population de ronce (*R. ulmifolius* Schott) seront recherchées.

I.3 Cadre appliqué

I.3.1 Les invasions et les proliférations

Les termes "invasion" et "envahissement" sont souvent utilisés comme synonymes (Richardson et al. 2000; Van Auken 2009). Ils correspondent cependant à des phénomènes distincts. Le terme "invasive" est souvent rattaché au terme "*alien*" et désigne en botanique une espèce allochtone nuisible qui a quitté son aire de répartition et qui se développe au dépend de la population locale. Ce terme n'existe pas dans le langage français, c'est un anglicisme cependant accepté par un certain nombre d'auteurs. Ici, il s'agit donc des invasions biologiques dans le sens accepté par la communauté scientifique (Richardson et al. 2000). L'envahissement ou encore "*encroachment*" est quant à lui le phénomène désignant une augmentation de la densité, du recouvrement et de la biomasse des espèces ligneuses ou arbustives indigènes dans les pelouses (Van Auken 2000). Ce phénomène d'envahissement se produit principalement sur des milieux arides et semi-arides, accueillant actuellement 41% de la population mondiale (Van Auken 2000, 2009; Gibbens et al. 2005; *Millenium Ecosystem Assessment* 2005; Maestre et al. 2009). Aux Etats Unis, environ 330 millions d'hectares de milieux non forestiers sont concernés par ce phénomène, en particulier les pelouses semi arides de l'ouest américain (Knapp et al. 2008; Eldridge et al. 2011). Souvent rattaché à un processus de dégradation (voire parfois de désertification) des activités humaines (*Millenium Ecosystem Assessment* 2005; Reynolds et al. 2007), ce constat est cependant remis en

question dans de nombreuses études récentes (Reynolds & Stafford Smith 2002; Eldridge et al. 2011).

En effet, la présence de ces espèces envahissantes n'est pas toujours nuisible à la communauté végétale locale (Maestre et al. 2009). Comme les invasions biologiques, les facteurs responsables de l'envahissement sont liés aux changements de conditions biotiques et abiotiques locales. Les changements climatiques, le surpâturage chronique, la fréquence des feux, la dispersion des graines par les élevages ou encore les changements dans les capacités de compétition des autres espèces sont des facteurs influençant ce phénomène (Scholes & Archer 1997; Van Auken 2000). Dans le bassin méditerranéen, le phénomène d'envahissement semble ainsi être surtout associé à l'abandon du pâturage ovin (Ramirez & Diaz 2008; Maestre et al. 2009; Eldridge et al. 2011).

L'envahissement a des effets aussi bien sur la structure que sur le fonctionnement des écosystèmes et il est influencé par les traits fonctionnels de l'espèce envahissante (Eldridge et al. 2011). Chaque envahissement est donc un phénomène particulier qui demande à être étudié de manière spécifique d'où le choix de s'intéresser au phénomène d'embroussaillage par la ronce en plaine de Crau suite à la demande des organismes gestionnaires de la Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau (Conservatoire des Espaces Naturels, Région Provence- Alpes- Côtes d'Azur et Chambre de l'Agriculture des Bouches-du-Rhône).

I.3.2 Ecologie de la Restauration et restauration écologique

Quelques définitions

L'Ecologie de la restauration est la science qui propose des modèles, des concepts, des outils pour faire évoluer les connaissances et la mise en pratique de la restauration écologique (Van Andel & Grootjans 2006), le processus assistant le rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit : *“Ecological restoration is the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged or destroyed”* (Society for Ecological Restoration 2004).

Bien que le terme de “restauration” ait été employé dès 1860 suite à la reforestation des terrains de montagnes dégradés par le pastoralisme, l'Ecologie de la restauration est une discipline récente. Son essor en France date de 1976 avec la loi pour la protection de la nature puis quelques années plus tard (1995) avec la mise en place d'un programme de recherche intitulé *“Recréer la nature. Réhabilitation, restauration et création d'écosystèmes”* (Dutoit et al. 2013). La restauration *sensu stricto*, telle que l'a défini la *Society of Ecological Restoration* (2004) correspond au rétablissement de la biodiversité, de la structure et des fonctions écosystémiques afin de permettre à l'écosystème dégradé de retrouver la situation précédant la perturbation. La réhabilitation vise quant à elle à remettre l'écosystème sur la trajectoire d'un état qui peut être un état intermédiaire, permettant ainsi de rétablir une ou plusieurs fonctions ciblées, sans chercher à obtenir la régénération de toutes les composantes et fonctions de l'écosystème (Aronson et al. 1993; Clewell & Aronson 2007).

Dans le cas de la plaine de Crau, il s'agira de restauration *“sensu stricto”* car les actions de restauration (débroussaillage, pâturage, assèchement) viseront à retrouver l'écosystème de pelouse sèche qui préexistait avant les changements d'usages (phases culturales, infiltrations hydriques) et l'envahissement par la ronce.

L'écosystème de référence

Dans le cadre d'une restauration et d'une réhabilitation, il est nécessaire de définir un modèle de référence passé. L'écosystème de référence a été défini par Le Floc'h & Aronson en 1995 comme étant "une approximation de l'état souhaitable". Pour la restauration écologique *sensu stricto* l'écosystème considéré comme écosystème de référence est "l'écosystème historique indigène" (Falk et al. 2006). Le choix de cet état est primordial en restauration écologique car il permet de fixer les objectifs, d'identifier les besoins et permettra d'évaluer le succès des travaux de la restauration (*Society for Ecological Restoration* 2004; Clewell & Aronson 2007; Miller & Hobbs 2007).

Dans notre cas, l'écosystème de référence constitué par les Coussouls de Crau correspond à un écosystème culturel (Clewell & Aronson 2013) fruit d'interactions multi-séculaires entre les pratiques pastorales, le climat et le sol. Le choix d'éventuels autres écosystèmes de référence potentiels sera discuté à la lumière des résultats obtenus dans la discussion générale.

Les différentes techniques d'intervention

Il existe trois façons d'aborder la restauration d'un site dégradé. D'une part, la restauration peut être "passive". Il s'agira de "laisser faire la nature" via les successions spontanées. Au contraire, elle peut être active par l'utilisation de l'ingénierie civile et écologique. La troisième approche, intermédiaire, consistera à mettre la succession dans une trajectoire souhaitée et à laisser faire ensuite (Hobbs & Cramer 2007; Prach & Hobbs 2008).

Avant d'entreprendre une restauration active d'un site, il est nécessaire de se demander si le simple fait de supprimer la perturbation ne pourrait pas permettre le retour à l'état précédent les dégradations, cette restauration passive ne demandant alors aucune d'intervention lourde (Palmer et al. 2005; Hobbs & Cramer 2007). Si elle semble fonctionner pour les perturbations modérées, l'intervention de l'homme via des techniques lourdes est cependant souvent nécessaire (Palmer et al. 2005) lorsque les changements sont profonds

(franchissement de seuils d'irréversibilité) et que les processus naturels ne permettent pas le retour à l'état souhaité.

L'écologie de la restauration et les autres disciplines.

Pour rétablir un écosystème sur une trajectoire souhaitée, la restauration écologique se base très généralement sur les communautés végétales, élément fondamental des processus et des services écosystémiques (Prach & Hobbs 2008). L'écologie des communautés, ainsi que les connaissances sur les règles et les facteurs responsables de l'assemblage des espèces sont ainsi essentiels pour assurer le succès d'une restauration écologique (Young et al. 2001; Temperton et al. 2004; Hobbs & Cramer 2007). Inversement, la mise en place de techniques de restauration écologique permet d'augmenter les connaissances en écologie fondamentale. Elle permet de tester des hypothèses *in situ* et donc d'avancer dans les recherches théoriques aussi bien d'un point de vue fonctionnel que comportemental et/ou évolutif (études des flux d'énergie, des réseaux trophiques, des interactions inter et intra- spécifiques etc.) ("Acid test", Bradshaw 1987). Les concepts de l'écologie du paysage peuvent également être mobilisés lors d'un projet de restauration. En effet, la structure paysagère ainsi que les gradients biogéographiques ont une influence sur le recrutement et la structure de la végétation, et donc sur les fonctions de l'écosystème (Pottier 2008). L'écologie de la restauration se situe ainsi au carrefour entre théorie et pratique, elle permet d'augmenter les connaissances dans certains domaines tout en utilisant les concepts d'autres disciplines.

I.4 Questions principales et organisation de la thèse

A partir de ces concepts théoriques et appliqués et en se basant sur une approche intégrative, nous nous focaliserons dans une première partie sur les impacts des changements d'usage au niveau du paysage (1) et de la communauté végétale (2) à travers les questions suivantes (Fig. I.1):

1. Quel est le rôle des changements d'usages parcellaires (phase culturale, infiltrations hydriques), de la composition et de la structure paysagère sur la dynamique d'une espèce envahissante (*R. ulmifolius*) ? Existe-t-il des liens entre composition, hétérogénéité du paysage et dynamique de la colonisation au niveau parcellaire ? (**Chapitre 1**).
2. Quels sont les conséquences des changements d'usages et de l'envahissement de *R. ulmifolius* sur la communauté végétale d'une pelouse sèche ? Entre perturbation culturale et levée du stress hydrique, est-il possible de discriminer le facteur ayant l'impact le plus fort sur les changements de la communauté végétale herbacée et la dynamique de la ronce ? (**Chapitre 2**).

Le **Chapitre 1** s'intéresse au niveau paysager et il a pour objectif de comprendre les mécanismes mis en jeu dans la dynamique d'envahissement de cette pelouse sèche. Dans cette étude, nous avons considéré ce niveau d'organisation supérieure (n+1) agissant comme une contrainte sur la dynamique d'embroussaillage observée. Grâce à un système d'information géographique, nous avons analysé d'une part l'envahissement des ronces et d'autre part la matrice paysagère autour des 9 sites étudiés. Les hypothèses de départ sont que, suite aux changements d'usages des 20 dernières années, l'augmentation de l'hétérogénéité paysagère ainsi qu'un accroissement des surfaces, pouvant entraîner des infiltrations hydriques, sont corrélées positivement avec des taux d'embroussaillage plus importants des parcelles étudiées.

Dans le **Chapitre 2**, le niveau (n) de la communauté végétale a été étudié. La composition floristique, la richesse spécifique, la similarité, la diversité spécifique et fonctionnelle de la communauté végétale de référence sont comparées à celles de parcelles impactées par une

ancienne phase culturale et/ou des infiltrations hydriques, en présence ou non de la ronce. L'hypothèse ici est que la présence de la ronce entraîne des modifications aussi bien au niveau de la structure que de la composition de la communauté végétale steppique en lien avec les changements d'usage (phases culturales, infiltrations hydriques).

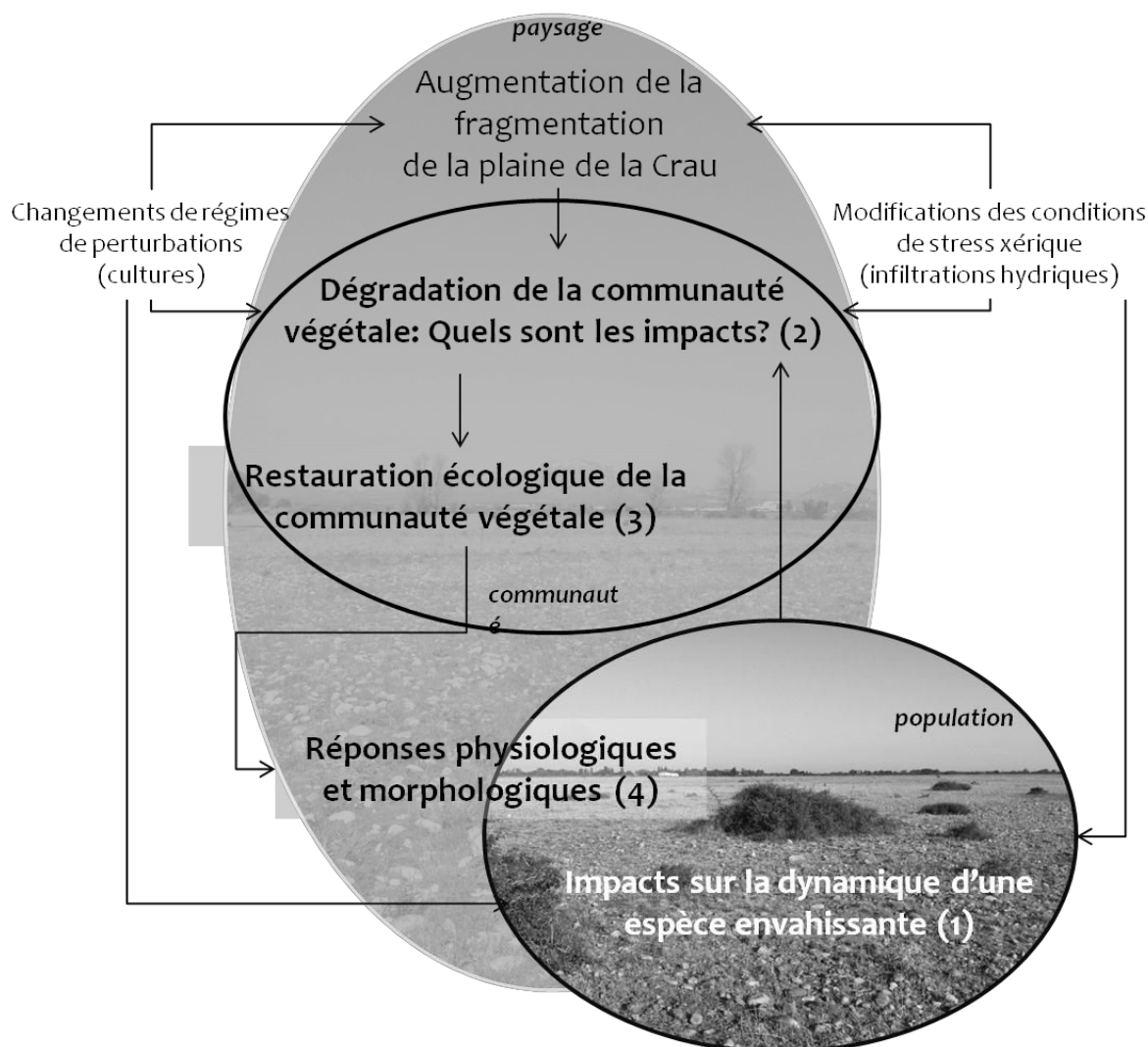


Figure I. 1 Schéma général de l'organisation de la thèse

Dans une seconde partie, nous nous intéressons aux techniques pouvant être utilisées dans le contexte d'une réserve naturelle pour limiter et/ou éradiquer la ronce et éventuellement restaurer la communauté végétale steppique. Nous présentons les premiers résultats après trois années de suivi. Il s'agira plus particulièrement de répondre aux questions suivantes (**Fig. I.1**) :

3. Quels sont les impacts de différentes techniques de restauration (désherbage, pâturage, assèchement) sur la communauté végétale ? Les tentatives de restauration des conditions pré-perturbations permettent-elles à la communauté végétale de revenir à son état de référence à court terme (trois années)? (**Chapitre 3**)

4. Quelles sont les effets de ces techniques sur la dynamique de l'espèce cible d'un point de vue morphologie et éco-physiologique (potentiel hydrique foliaire)? (**Chapitre 4**)

A partir de novembre 2010, des expérimentations *in situ* ont été mises en place sur un site atelier de la Plaine de la Crau (Le Coussoul d'Ase) et suivies jusqu'en septembre 2013. Ce site a été partiellement labouré (50%) à la fin des années 70 et il est également soumis à des infiltrations hydriques en provenance de prairies irriguées voisines. Cinquante pour cent de la superficie du site est soumise à l'embroussaillage par la ronce. Sur ce site, nous avons testé l'impact de différents régimes de perturbation (désherbage et/ou pâturage) croisés au drainage ou non du sol. Les impacts de 7 traitements, un témoin dans la zone anciennement cultivée et une référence steppique ont été suivis. Le site a également été divisé en deux zones, en fonction de la présence ou non de *B. phoenicoïdes*, utilisée préalablement comme espèce indicatrice de la présence d'éventuelles infiltrations hydriques (**Chapitre 2**). Le **Chapitre 3** concerne les effets de ces traitements au niveau de la communauté végétale (n). Nous avons en effet émis l'hypothèse que l'action combinée de ces trois traitements réduit le taux de recouvrement de la ronce sur les parcours de pâturage et permet le retour de la végétation steppique en matière de composition, richesse et diversité.

Enfin, le **Chapitre 4** présente les résultats au niveau de la population de *R. ulmifolius* (n-1). Les impacts de ces différents traitements sont mesurés durant les mêmes trois années au travers des traits éco-physiologiques (potentiel hydrique foliaire) et morphologiques (diamètre des turions, nombre de feuilles, de fruits, hauteur et recouvrement) des populations de *R. ulmifolius*.

La discussion générale synthétisera l'ensemble des travaux. Pour terminer, des perspectives en recherche fondamentale et aussi en écologie de la restauration de la plaine de la Crau seront proposées pour la gestion de cette espèce dans la réserve naturelle.

I.5 Site d'étude : La plaine de la Crau

Les écosystèmes herbacés représentent 50 000 000 km² de la surface planétaire (Gibson 2009). Les conditions climatiques et/ou édaphiques ainsi que les régimes de perturbation, et en particulier d'origine anthropique, permettent de maintenir ces formations végétales ouvertes et sont déterminantes dans la structuration et la distribution de leurs communautés végétales (Odum 1969; Connell & Slatyer 1977; Palmer et al. 1997; Van der Maarel 2005). Ces écosystèmes offrent un grand nombre de services tels que la production de nourriture (élevage), le stockage du carbone (puits) et sont aussi des sources d'aménités (tourisme) (Farber et al. 2006; Gibson 2009).

Au cours de ces dernières décennies, l'augmentation des pressions anthropiques a entraîné une diminution drastique de ces écosystèmes (Clark 1989; White et al. 2000; Zavaleta & Hulvey 2004; Peters et al. 2006; Ceballos et al. 2010). Certains changements d'usage en altérant leurs fonctionnements ont également altéré les services fournis. Les trois menaces principales qui pèsent sur les écosystèmes herbacés sont l'agriculture intensive, la fragmentation et les invasions biologiques (Saunders et al. 1991; Poschlod & Wallis De Vries 2002; Walker et al. 2004). D'autres transformations modifient fortement leur distribution et leur structuration : l'abandon du pâturage ou au contraire la surexploitation des parcours, la suppression ou l'augmentation des régimes de feu ou bien encore l'urbanisation (Willems 1990; Dutoit et al. 2004).

Dans le bassin méditerranéen, l'un des 25 hotspots de biodiversité (Cowling et al. 1996), de nombreux milieux ouverts sont qualifiés de steppes, caractérisées par une végétation rase avec quelques buissons (Allen et al. 2001), résultant essentiellement des conditions climatiques et particulièrement des faibles précipitations (entre 100 et 400mm par an) (Le Houérou 1969). Néanmoins lorsque d'autres facteurs sont à l'origine de ces formations, tels que les activités anthropiques en région méditerranéenne et afin de les différencier des steppes plus arides du Maghreb (Dutoit et al. 2011), il est préférable de les qualifier de pseudo-steppe ou de pelouses sub-steppiques, comme dans notre site d'étude. Ces steppes ou pseudo-steppes occupent 3 000 000 ha dans la partie occidentale de l'Europe et quelques 63 000 000ha dans les régions d'Afrique du Nord, de la mer rouge et jusqu'à l'océan pacifique (Le Houérou 1995).

I.5.1 Géologie et formation de la plaine de la Crau

La plaine de la Crau se situe dans le sud-est de la France (Bouches-du-Rhône, $4^{\circ}52'00.84''\text{E}$ - $43^{\circ}33'25.97''\text{N}$, Fig. I.2.) à 50km au nord-ouest de Marseille. Elle constitue l'ancien cône de déjection de la Durance. La Crau s'est formée suite à trois principaux changements de lits de ce fleuve qui ont eu lieu au Pléistocène (Molliex et al. 2013), entraînant ainsi un sol formé de 3 couches de galets calcaires et siliceux datant de 3 périodes géologiques différentes (Colomb & Roux 1978, 1986; Molliex et al. 2013). La première couche de galets, la plus ancienne, correspond à la nappe alluviale du nord, la "Crau d'Arles" composée de galets calcaires datant de la période Jurassique et du Crétacé. Au sud-est, la couche de galets, la "Crau de Luquier", est elle aussi composée, de galets calcaires avec beaucoup de galets siliceux (Colomb & Roux 1978). Enfin la couche de galets la plus récente, la "Crau de Miramas" située plus à l'est de la plaine de la Crau correspond à la même formation que la "Crau du Luquier" avec cependant des caractéristiques pétrographiques de la nappe alluviale actuelle de la Durance (Molliex et al. 2013).

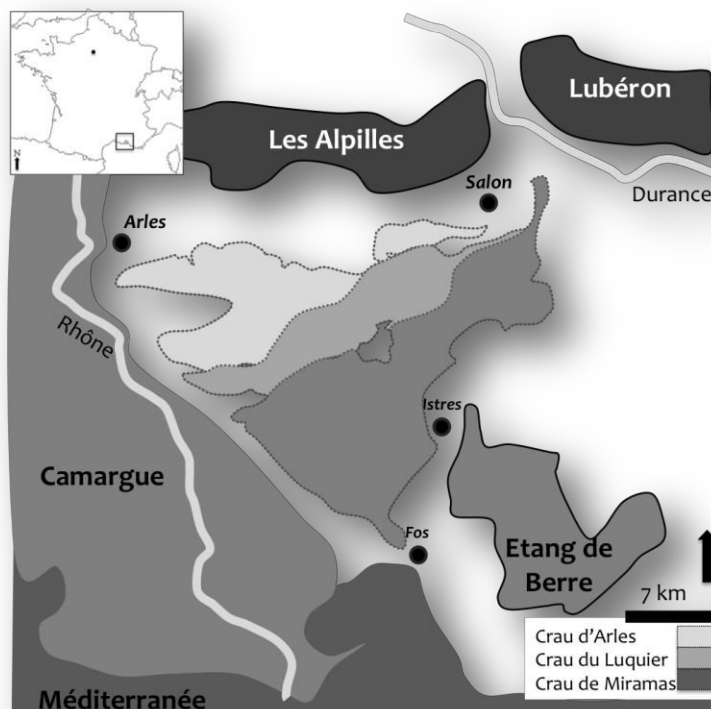


Figure I. 2 Localisation en France et carte géologique de la plaine de la Crau.

Le sol de la plaine de la Crau est un sol de type FERSIALSOL Leptique tronqué (Association Française pour l'Etude du Sol, AFES, 2008), caractérisé par la présence de fer et de silice avec absence de couche supérieure riche en limons et peu profond. En effet, entre 40 à 70 cm de profondeur, l'action des eaux de ruissellement riches en carbonates sur les galets calcaires a entraîné leur agglomération créant ainsi un poudingue à encroutement calcaire (Duclos 1994). La présence de ce conglomérat ne permet pas aux plantes d'accéder à l'eau de la nappe phréatique. Il est donc en grande partie responsable du caractère xérique de la plaine de la Crau.

1.5.2 Le Climat de la plaine de la Crau

La plaine de la Crau est caractérisée par un climat méso-méditerranéen et la présence d'un vent fort froid et sec de nord-ouest, le mistral. Le climat est marqué par des sécheresses estivales de 3 mois, des hivers doux (température moyenne de 7°C), une pluviométrie moyenne de 540 mm/an concentrée principalement à l'automne sous forme orageuse. L'ensoleillement est important avec une moyenne de 3 000 h/an. L'action du mistral, soufflant en moyenne pendant 95 jours par an, dont plus de la moitié avec une vitesse supérieure 20 km/h, augmente l'aridité du sol et la sécheresse de l'atmosphère, tout en accentuant l'ensoleillement et les températures au cours de l'hiver (Devaux et al. 1983; Wolff et al. 2013). Néanmoins, les variations interannuelles sont importantes. Durant les 3 années de notre étude, entre 2011 et 2013, les mois les plus chauds ont été les mois de juillet et août, avec des températures moyennes respectives de 24.2°C et 24.7°C (données Météo France). La période automnale a été marquée par une température moyenne de 16.6°C tandis que l'hiver présentait une température moyenne de 6.9°C. Comme l'illustre le diagramme ombrothermique (Fig. 1.3.), les variations interannuelles sont importantes. Ainsi, 2011 est marquée par la période estivale la plus chaude mais aussi le mois de février le plus chaud alors que ce mois est beaucoup plus froid en 2012 (respectivement 8.5°C et 3.8°C).

Entre 2010 et 2013, la moyenne des précipitations annuelles était de 440mm. La moyenne des précipitations en hiver pour ces trois années était de 21.91mm. La sécheresse a été marquée en été avec des précipitations mensuelles de 18.34mm seulement. Une deuxième période sèche a eu classiquement lieu pour les mois de février et mars (20.36mm).

Comme pour la température, les variations interannuelles sont importantes mais aussi très locales de par l'importance du caractère orageux lors de la saison automnale, saison enregistrant l'essentiel des précipitations (moyenne des précipitations mensuelles d'octobre à novembre de 2010 à 2013, 72.2mm). Ainsi 2011 a été l'année la plus pluvieuse (507.8mm), en particulier en juillet (67.6mm) et plus normalement en novembre (160mm). En revanche, 2012 a été une année assez sèche avec 285.1mm de précipitation seulement sur l'année.

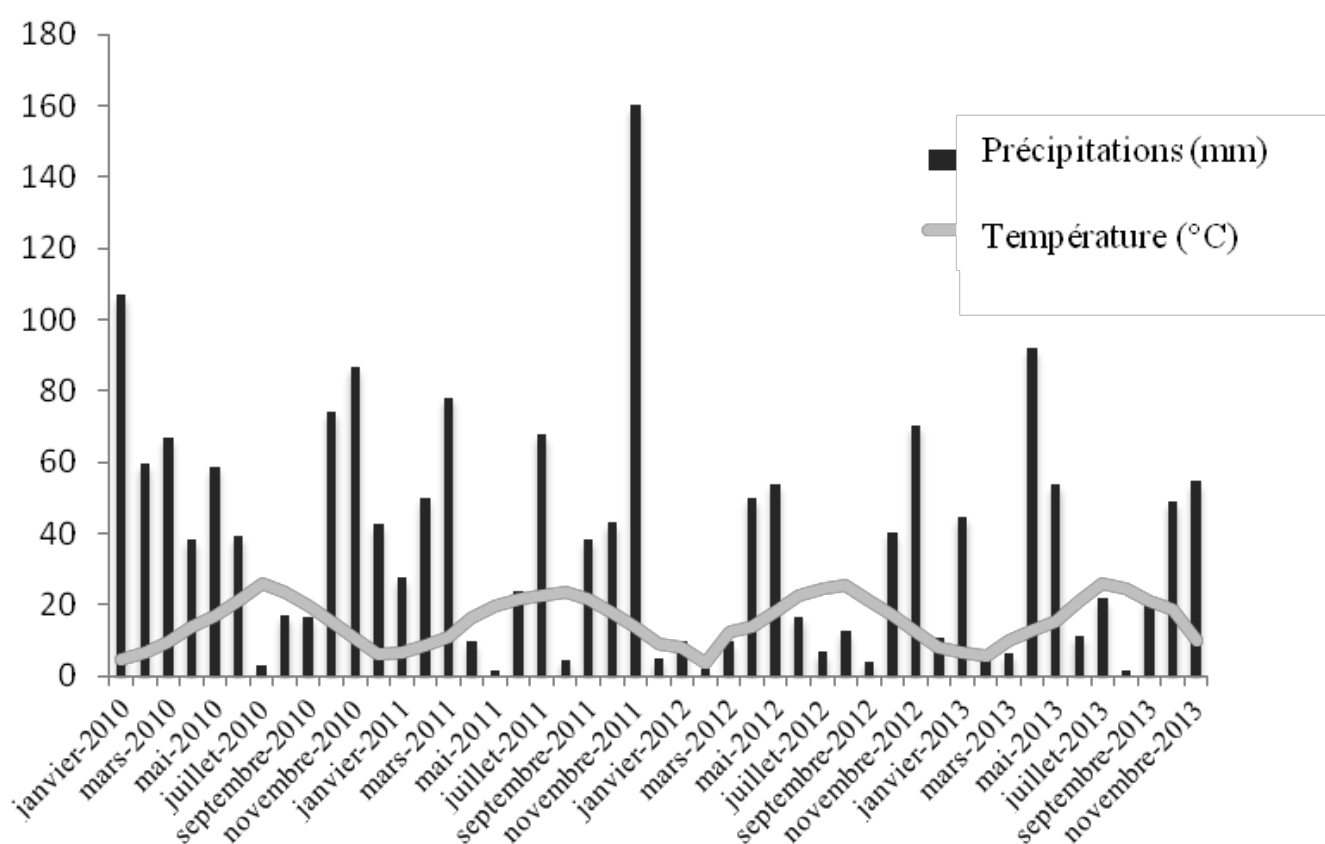


Figure I. 3 Diagramme ombrothermique représentant les températures (°C) moyennes et les précipitations (mm) mensuelles de janvier 2010 à novembre 2013 dans la plaine de Crau (sud-est de la France). Données Météo France. Source : Unité EMMAH, INRA Avignon, station météorologique du Centre de la Crau.

I.5.3 Le pastoralisme en Crau

Depuis la fin de l'époque romaine, la plaine de la Crau est exploitée par un pâturage extensif ovin. Plus de 53 000 brebis pâturent les 70 places de pâturage d'environ 70ha de moyenne (la plus grande place de pâturage étant de 540ha), de la Crau sèche chaque année (Wolff et al. 2013). Depuis l'abandon des régimes de feux sur les coussouls au 19^e siècle, le pastoralisme est le facteur endogène qui agit en majorité sur la composition, la dynamique et la structure de cet écosystème (Coiffait-Gombault 2011; Dutoit et al. 2013). Le prélèvement de la biomasse, le piétinement et l'apport en nutriment via les excréments façonnent la communauté végétale en modifiant les conditions biotiques et abiotiques (Carilla et al. 2011; Dreber et al. 2011; Coiffait-Gombault 2011). Dans la plaine de la Crau, le pâturage s'effectue sur 2 périodes : au printemps avant la période de sécheresse estivale et à l'automne, pendant la période de l'agnelage. Durant l'été, les brebis partent en transhumance pour gagner les alpages du massif alpin (Fabre 1997).

I.5.4 La Crau, un milieu unique au monde

Les interactions multiséculaires entre un sol oligotrophe et peu profond, le climat méditerranéen venteux et la présence d'une activité pastorale ont permis la formation d'une communauté végétale unique au monde, de par l'association et la structure des plantes qui la composent. En effet, l'action des deux facteurs de stress hydriques naturels (climatiques et édaphiques) et du régime de perturbation récurrent d'origine anthropique sur un pas de temps très long (plusieurs siècles) ont permis de façonner la végétation permettant la création de ce qui est appelé le "coussoul", venant du latin "*Cursorium*", la terre de passage. Cette combinaison explique aussi l'absence d'espèces arborées en Crau (Henry 2009). Formation phytosociologique nommée *Asphodeletum fistulosi* (Molinier & Tallon 1950), elle est composée à plus de 50 % par des espèces annuelles et d'une flore commune. Elle est dominée par quelques espèces pérennes telles que *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. (représentant plus de 50% de la biomasse de la Crau), *Asphodelus ayardii* Jahand, *Thymus vulgaris* L., *Stipa capillata* L. ou encore *Lavandula latifolia* Medik. Dans le monde, des formations végétales semblables peuvent être trouvées en Afrique du Nord, en Europe avec les *Dehesas* espagnoles ou encore les *Montados* portugais. Néanmoins, elles restent toutes

différentes de part leur composition végétale. Cette communauté végétale unique est un habitat pour une faune endémique composé du criquet rhodanien (*Prionotropis hystrix rhodanica*) ou encore le coléoptère buprestidé (*Acmaeoderella cyanipennis perroti*). C'est aussi un habitat spécifique pour l'avifaune avec l'unique population de ganga cata française (*Pterocles alchata*), l'une des deux populations de faucons crécerellettes (*Falco naumanni*) et la plus grande population d'outarde canepetière de France (*Tetrax tetrax*).

1.5.5 L'agriculture et l'irrigation dans la plaine de la Crau

Sur les 45 000 - 55 000 ha de coussoul originel, seulement 10 000 ha persistent dans les années 2000 (Wolff et al. 2013). L'agriculture a fortement impacté la Crau. Actuellement, il existe une dichotomie nord/sud reflétant l'histoire culturelle de cette plaine. En effet, elle ne possède pas de cours d'eau naturels permanents. Dès le début du 16^e siècle, la création du canal de Craponne, permettant la déviation des eaux de la Durance, a permis l'irrigation des parcelles et la formation de prairies irriguées, principalement au nord, là où la steppe avait déjà été transformée en terres arables (Wolff et al. 2013; Oliosio et al. 2013). Ainsi, deux types de Crau sont différenciables: La Crau "sèche" et la Crau "humide", principalement pour les cultures de foin de Crau. Aujourd'hui, 14 000ha de la plaine sont irrigués. Le réseau d'irrigation s'étend sur 400km de canaux principaux et secondaires, et 1600km de filioles (petits fossés d'arrosage), avec un linéaire de 100m de filioles pour 1ha de terre irriguée (Oliosio et al. 2013). En plus de ce réseau d'irrigation, un réseau d'assainissement permet de récupérer les eaux de pluie et les excès d'eau liés à l'irrigation des prairies.

En Crau, l'agriculture a pris une place importante dès la fin de la seconde guerre mondiale. Beaucoup de terres steppiques ont été transformées en terre arable afin de répondre à l'augmentation des pressions anthropiques. Les cultures céréalières de blé et de luzerne ont marqué les années de 1955 à 1965. Les perturbations étaient alors encore faibles avec un labour superficiel et pas de fertilisation, ni d'irrigation des parcelles. Suite aux difficultés rencontrées dans la région de Cavaillon liées à la présence d'un champignon pathogène *Fusarium oxysporum* sp. *melonis* (Odét 1991; Gaignard 2003), les cultures de melon ont peu à peu pris place. Cette culture, tout d'abord en plein champs puis sous tunnels, a été destructrice pour le sol de Crau. La présence du champignon a demandé la rotation des

cultures seulement tous les 10/15 ans (Borrey 1965). Contrairement aux cultures céréalières, la culture du melon a entraîné un labour profond du sol (jusqu'au poudingue) entraînant des modifications de la fertilité suite à l'épandage d'engrais (Gaignard 2003). Les pratiques culturales ont ensuite évolué. Dès 1975, le maraichage pour la culture de cucurbitacées et solanacées a été conduit sous de grands tunnels, avec des rotations non plus de 10 ou 15 ans mais de 4 ans. L'apparition de variétés résistantes à la fusariose et les conditions climatiques difficiles ont entraîné l'arrêt des cultures dans les années 85 dans la Crau Sèche. Le pâturage a cependant lui été toujours restauré sur les anciennes friches.

Dans les prairies, l'irrigation par submersion/ruissellement est menée tous les 10 jours de mars à octobre (Fig. I.4). Elle contribue pour deux tiers à la recharge de la nappe (SymCrau 2009; Olioso et al. 2013), le dernier tiers venant principalement des précipitations. En effet, les sols ayant une faible réserve utile, 70 à 80% des eaux d'irrigation sont redistribuées au milieu naturel. Ainsi, une diminution des taux d'irrigation entraînerait de fortes conséquences sur la qualité de l'eau (avec les arrivées d'eaux saumâtres) et donc du sol (Montety 2008).



Figure I. 4 Canal d'irrigation et submersion d'une prairie irriguée sur le domaine du Merle (mars 2014). Source : Solène Masson, IUT Avignon/IMBE.

I.5.6 Autres activités

Dans la plaine de la Crau, outre l'exploitation agricole et pastorale, d'autres activités ont entraîné la fragmentation et la diminution de la surface de la steppe. Les activités industrielles et militaires occupent une place importante dans la région. La localisation de la steppe fait d'elle un lieu stratégique du point de vue logistique (située entre 2 grands axes routiers, proche de Marseille et de Fos sur Mer). La mise en place des canalisations pétrolières, la présence de dépôt de munitions, d'un aérodrome ou encore l'exploitation des carrières sont autant de facteurs qui ont conduit à la destruction de parties du coussoul et à la mise en place d'une réserve naturelle sur 7400 ha dans les années 2001.

I.5.7 L'envahissement de la plaine de la Crau par une espèce envahissante semi-arbustive

Outre la diminution des parcours pastoraux, les modifications des régimes de perturbations, l'irrigation, l'intensification de l'agriculture ont également entraîné des modifications dans la structure et la distribution de la communauté végétale. La plaine de la Crau est un milieu fragile, montrant une très faible résilience aux perturbations exogènes (Dutoit et al. 2013). Après 30 années d'abandon et de retour du pâturage sur les anciennes parcelles agricole, la différence en termes de composition, de richesse et diversité entre la végétation des friches et celle de la steppe de référence est toujours marquée. La banque de graines non permanente, la faible capacité de dispersion de certaines espèces sont autant de facteurs expliquant cette faible résilience (Buisson & Dutoit 2004; Romermann et al. 2005; Buisson et al. 2006). Les changements ont d'autre part entraîné la recolonisation spontanée de la steppe par une espèce arbustive envahissante : la ronce à feuilles d'ormes, *Rubus ulmifolius* Schott.

De manière générale, son aire de répartition dans la steppe se limite aux tas de galets confectionnés lors de la seconde guerre mondiale (Masip 1991). Les tas de galets servent de nichoirs aux oiseaux consommant les fruits du roncier. En déféquant, ils permettent de disperser la ronce. Celle-ci se développe à partir du centre du tas de galet mais ne peut coloniser une aire trop grande car les jeunes pousses sont fortement appréciées des brebis,

des chèvres qui les broutent. Cependant, lors d'un arrêt du pâturage, il n'y a plus de contrainte : elles se développent alors hors du tas de galets.

I.5.8 Cas du Coussoul d'Ase

Nos expérimentations *in situ* de restauration ont été menées sur la place de pâturage du Coussoul d'Ase sur la Commune de St Martin de Crau (4°48'40,39"E-43°38'27.15"N). Cette parcelle appartenant au Grand Port Autonome de Marseille est actuellement en cours de rétrocession au titre de mesures compensatoires à la Réserve Naturelle. Depuis les années 70, le paysage alentour de cette parcelle a été totalement transformé (Fig. I.5). Des prairies de fauche ont été installées au nord et à l'ouest dans les années 80 à l'origine d'infiltrations hydriques suite au mauvais entretien du canal de drainage. Des vergers de pêchers ont été aussi mis en place au sud et à l'est en 1992. En 1978, une partie importante de steppe (environ 30 ha) a été labourée. La parcelle a ensuite été rapidement abandonnée entre 1979 et 1982. (**Fig.1.5.**). Néanmoins, comme l'atteste les photographies aériennes, le pâturage extensif a été maintenu sur la parcelle depuis 1945. Cette parcelle fait de plus l'objet depuis les années 2000 d'aménagements pour la chasse (culture à gibiers, layons de débroussaillage ou encore élevage de faisans) et a été utilisée par les agriculteurs pour y déposer les arbres fruitiers morts ou encore comme terrain équestre.

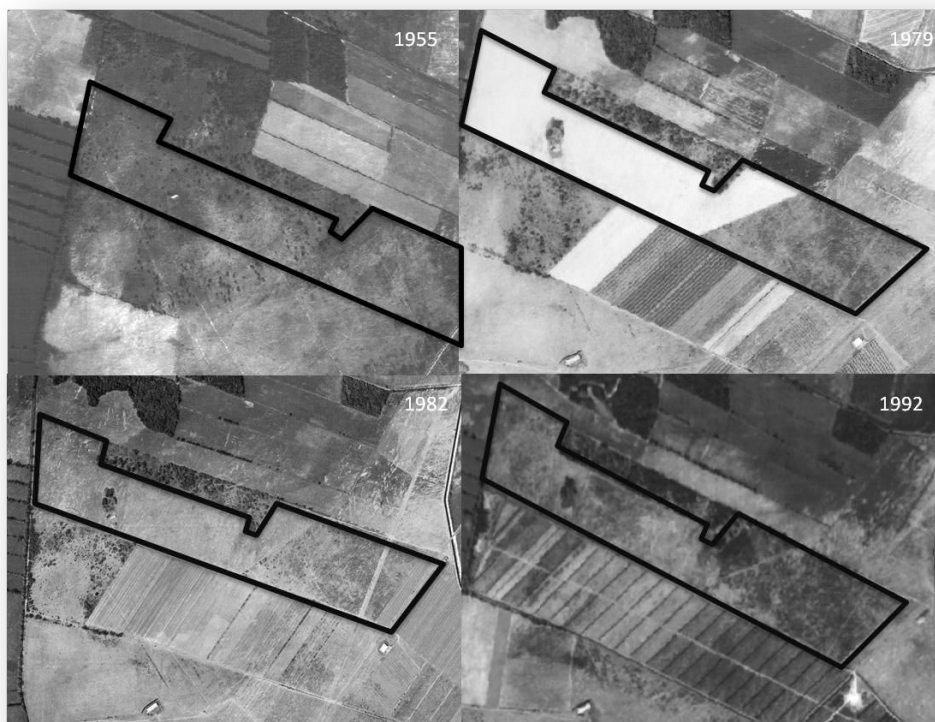


Figure I.5 Photographies aériennes du Coussoul d'Ase attestant de la présence du pâturage et de l'évolution du paysage aux alentours de la parcelle entre 1955 et 1992 (Source IGN, 1955 : 1/25000^e; 1979 & 1982 : 1/30000^e et 1992 : 1/20000^e Echelles modifiées).

Des profils de sols ont été réalisés le 7 mars 2012 afin de différencier les impacts des phases culturales et des infiltrations hydriques sur les caractéristiques pédogénétiques des sols par rapport à ceux de la steppe de référence.

Le sol de la steppe de Crau est bien structuré et possède une texture limoneuse/argileuse (**Fig. I.6.**). Il est de couleur brun/rouge, compact drainant et perméable et il présente peu de racines surtout distribuées verticalement et régulièrement dans l'horizon A₁. La charge en éléments grossiers est forte et la différenciation des horizons est rendue possible par la texture et les changements de couleur. De 0 à 20cm de profondeur, l'horizon A₁ (selon la classification CPCS 1967), dont la limite avec l'horizon (B) est irrégulière, est limoneux, de couleur rouge/brun. Sa structure est grumeleuse avec 40% de galets siliceux, arrondis et peu transformés. Les pores sont assez nombreux et fins, les racines y sont peu nombreuses, fines

et insérées verticalement entre les agrégats. L'activité biologique est caractérisée par un grand nombre de galeries de vers de terre, sans orientation particulière et par la présence de nombreux turricules. L'horizon (B) (de 20 à 60 cm) a une limite aussi irrégulière avec la roche altérée. De texture plus sableuse, il est compact et composé de 70% de galets siliceux et calcaires, ce qui entraîne une effervescence relativement faible. Comme pour l'horizon A₁, les pores sont nombreux et fins tandis que les racines sont peu nombreuses fines et verticales. L'activité biologique est encore une fois caractérisée par la présence de galeries et de turricules. Sa principale différence avec l'horizon A₁ est d'ordre structural (structure polyédrique en lieu et place d'une structure grumeleuse). Enfin l'horizon C (à partir de 60cm), est caractérisé par plus de 80% de galets siliceux et calcaires. L'effervescence est forte dans la matrice calcaire. Les racines sont très peu nombreuses et il n'y a pas d'autres traces activités biologiques.

Sur l'ancienne friche culturale non soumise à infiltrations hydriques, le profil de sol est différent (**Fig. I.6.**). Toujours limoneux, l'horizon perturbé par le labour profond Ap (0-40cm) est beaucoup plus tassé et compact, il est composé par 60% de galets en majorité cassés par les socs de la charrue. La couleur est aussi différente de celui de la steppe (brun-jaune) et il n'y a pas d'effervescence. Les racines y sont plus nombreuses et de taille moyenne du fait de la présence des racines de la ronce. Cet horizon est moyennement poreux avec une forte activité biologique traduite par de nombreux conduits de vers de terre, des turricules et des coprolithes. L'horizon (B) (40-60cm) est plus humide, moins compact avec 70 % de galets. La structure est polyédrique. Les racines sont comme pour l'horizon Ap nombreuses, de taille moyenne (racines de la ronce) et l'activité biologique est définie par la présence de conduits de vers de terre et de coprolithes. Enfin l'horizon C est différent de l'horizon (B) du fait d'une forte effervescence localisée sur les galets calcaires et l'absence d'activités biologiques.

Sur la partie de la friche soumise à infiltration hydrique, l'horizon Ap (0-60cm) est limoneux avec une structure grumeleuse, très compact, très humide composé de 55 % de galets siliceux (**Fig. I.6.**). Les racines y sont très abondantes notamment celles de la ronce et du brachypode de phénicie, de taille moyenne, sans orientation. Cette couche est très poreuse et l'activité biologique y est très forte : beaucoup de conduits de vers, des traces de racines décomposées, de turricules, de coprolithes. L'enracinement est plus profond. Il n'y a pas d'horizon (B) détruit par le labour et l'horizon C est composé de 80 % de galets siliceux et

calcaires. L'effervescence est très forte sur la matrice calcaire. Les racines de la ronce sont peu nombreuses mais de taille moyenne et la porosité est importante. Dans cet horizon l'activité biologique est faible mais les conduits de vers sont encore assez nombreux.

Dans les sols de friches avec ou sans infiltrations, des racines du brachypode de phénicie et de la ronce sont insérées en profondeur. Elles sont d'ailleurs retrouvées jusqu'à la limite de l'horizon C dans les friches et dans l'horizon C dans les friches soumises à infiltrations. Néanmoins, elles ne sont pas toujours saines du fait probable de l'existence de périodes avec la présence d'eau stagnante. La différence entre les deux sols vient aussi de la différence de couleur entre les horizons. En effet, sur le profil de sol soumis à infiltrations hydriques, nous avons observé un début de brunification du sol dans l'horizon A_p de par la présence de plus de matières organiques en surface.

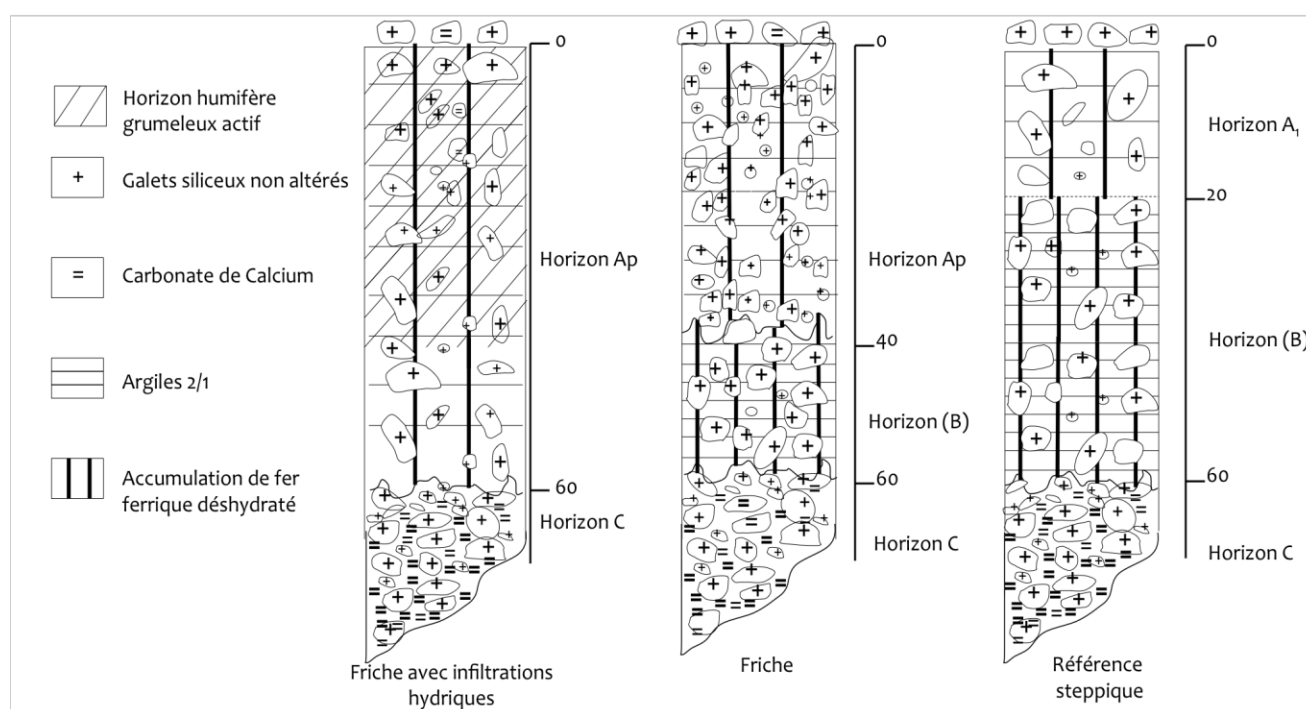


Figure I. 6 Profils de sols réalisés sur le Coussoul d' Ase en mars 2012 dans la zone de friche avec ou sans infiltrations hydriques et dans la référence stepnique.

Partie I

**Impacts des changements
d'usages au niveau paysager et
parcellaire : causes et
conséquences de l'envahissement
de la plaine de la Crau par *R.
ulmifolius* Schott.**

Influence of Landscape composition and
structure on the colonization dynamics of *R.*
ulmifolius Schoot.

Solène Masson, François Mesléard & Thierry Dutoit

Article en préparation pour *Landscape Ecology*

1.1. Abstract

The overexploitation of resources and the fragmentation of habitats, in particular of grassland ecosystems, are phenomena that are propitious for biological invasions especially by apophyte species. In this study, we aimed to distinguish the factors responsible for the dynamic of the bramble *R. ulmifolius* Schott. in the La Crau plain (southeastern France). Using a geographical information system (GIS), bramble cover dynamic and the landscape matrix were studied at 9 sites presenting contrasting cultivation histories: 3 fallow formerly cultivated sites, 3 sites exposed to water infiltration from neighbouring irrigated plots and 3 sites combining these two factors. The heterogeneity reflecting the fragmentation of the habitat, the land occupation and bramble cover were analysed between 1992 and 2008. Our results did not show correlation between the increase in the heterogeneity of the landscape around the sites and the increase of bramble cover, whatever the type of site. In contrast, the presence of areas that may have induced water infiltration and formerly cultivated areas in the landscape matrix, favoured the bramble cover dynamic. The bramble cover rate was significantly higher in 2008 for fallow formerly cultivated sites and areas only exposed to water infiltration. This study thus highlights the notion depend on both abiotic and biotic conditions affecting the plant communities and also limiting conditions fixed by the higher level of organization, here the composition of the landscape matrix.

1.2. Introduction

The spatial distribution of living organisms is the result of the ecological processes to which they are subjected. To understand their distribution, it requires that they are studied in space and time. However, ecological systems are complex (Wu & Loucks 1995; Gibson 2009) because of the exchanges they have with their environment, the multitude of entities that compose them, the non-linear interactions, the retro-controls and their high level of heterogeneity. These interactions occur at different scales, giving rise to the appearance of emerging properties at each level of organization (Levin 1992). The theory of hierarchy, based on the fact that each level is both independent of and dependent on other levels, enables a better apprehension and understanding of their structure and functioning at different spatio-temporal scales (Allen & Starr 1982; O'Neill et al. 1989; Wu 1999; Pottier 2008). The system studied is thus divided into different levels of organization that may be assimilated to the scales at which the processes occur (Burel & Baudry 1999).

The evolution of ecological theories, coupled with the development of landscape ecology, has enhanced our understanding of ecological systems. They are no longer seen as static but as dynamic elements subjected to colonization and extinction of species (Burel & Baudry 1999). The French law of 1976 on the protection of the natural environment (Loi n° 76-629 1976) emphasized the necessity of studying the impact of transformations of spatial structures on ecological processes. Analysis of the landscape is thus seen as essential to the conservation of biodiversity (Rescia et al. 1997). Landscape ecology taking into account the different ecosystems and their communities, their interactions and their exchanges is thus a key discipline for the study of ecological processes and for the conservation and protection of biodiversity (Burel & Baudry 1999).

Space plays a major role in particular with regard to the structure of plant communities in particular (Pottier 2008). This structure is the result of interactions between the various components of the environment and a regional pool of species. According to the model of Lortie et al. (2004), three hierarchical levels of interaction act as filters on the assembly of plant communities. Among the regional pool of species, only those capable of reaching the environment (dispersion), being installed there, surviving there (abiotic filter) and staying there (biotic filter) will be present within the plant community. This local species pool (Keddy 1992; Zobel 1997) is thus the result of exogenous factors (physical environmental

variables and disturbances) and endogenous processes (dispersal and intra- and inter-specific interactions), whether current or past (Herben et al. 2000).

Nevertheless, it is still difficult to measure the fact that an observed change occurs at different scales at the same time and that it results from interactions between various elements of the same scale and from interactions between scales (Rescia et al. 1997). The structure observed at a given scale can thus only be dealt with by taking into account the mechanisms and properties that characterize the fields of larger and/or smaller scales (O'Neill et al. 1989; Levin 1992). Thus, colonization by a species in an environment should be apprehended at a higher level of biological organization in order to understand the factors responsible for its appearance and those that cause its expansion (Burel & Baudry 1999; Dahlgren & Ehrlén 2005; Pottier 2008). It is of particular importance to identify the role of spatial heterogeneity, an exogenous factor that is responsible in particular for the heterogeneity of plant communities in space (Pottier 2008).

This spatial heterogeneity and the biotic/abiotic conditions in which the regional pool of species are distributed characterize the landscape (Pottier 2008). The invasions by an alien species, the proliferation of a native species within a plant community, reflect changes in environmental conditions and/or in disturbance regimes. According to Van der Maarel (1996), a disturbance has two main consequences from the spatial point of view. In addition to the fact that it limits colonization by the dominant species, it gives rise to the development of open spaces that are favourable to installation and/or colonization by other species (native or allopathic) and the regeneration of new individuals (Grubb 1997; Nathan & Muller Landau 2000). The introduction of invasive species (exotic species harmful for the native biodiversity, Richardson et al. 1998) or the appearance of native encroaching species in particular shrub species, are thus often linked to alterations in disturbance regimes (e.g. changes in fire regimes or herbivore action) (Calder et al. 1992; Maestre et al. 2009; Van Auken 2009; Eldridge et al. 2011).

In this respect, disturbances of human origin and alterations in them (intensity, frequency, degree) are likely to entail profound changes in the structure and functioning of the ecosystems to which they are applied. The over-exploitation of natural resources, the fragmentation of habitats, offer 'windows of opportunities' (Johnstone 1986) to native or exotic invasive species, whether plant or animal, and often have a strong impact in terms of biodiversity (Vitousek et al. 1997; Debussche et al. 1999).

Over the past 150 years, grassland ecosystems, which represent more than 50% of the terrestrial land surface area (Gibson 2009), have been extensively exploited, resulting in alterations in the primary production, the nutritive cycles, the organic matter of the soil and the hydrology, with a profound impact on the biodiversity (Throop et al. 2012). These ecosystems, in particular in the Mediterranean region, are today at risk from changes in land use (Sala et al. 2000) via the abandonment of agriculture and the expansion of urban and forestry areas (Blondel & Aronson 1999; Tatoni et al. 2004). Among them, the La Crau plain, one of dry grassland in France, has been exposed to high anthropic pressures, in particular over the past two centuries (Trolard et al. 2013). The climate, the north-westerly wind regime, an oligotrophic soil covered with stones and the centuries-old practice of grazing have given rise to the formation of a characteristic plant community (Devaux et al. 1983; Dutoit et al. 2004). Historically, the exploitation of the La Crau plain started in the 16th century, causing its fragmentation and the loss of more than 80% of the original surface area of dry grassland (Deverre 1996). The construction of an irrigation network, the transformation to arable land and irrigated meadows, the development of intensive fruit farming, military and industrial activities have also severely fragmented the grassland. The relict patches of grassland are thus now interspersed within a complex and heterogeneous landscape matrix (Gaignard 2003; Trolard et al. 2013).

The La Crau plain has been colonized for some thirty years by a shrub species, the elm-leaf bramble, *Rubus ulmifolius* Schott (Molinier & Talon 1950). This species originally occurred in the Mediterranean region. *R. ulmifolius* is an apophyte species, whose colonization dynamic has been facilitated by alterations in the disturbance regimes and / or in the environmental conditions. In the La Crau plain, the climatic and edaphic drought, the centuries-old practice of sheep grazing and the palatability of the plant's young shoots (Mazzolari et al. 2011) have until recently limited its distribution mainly to the piles of stones that were put up during the Second World War to prevent possible aerial troop landings (Masip 1991; Wolff 2010). Various studies have shown that changes in the disturbance regime and / or in patterns of stress may favour *R. ulmifolius*, which has the capacity to exploit the newly available resources and thus colonize the area (McDowell & Turner 2002; Ferrel & Sellers 2009).

Colonization by shrub species often constitutes a threat for herbaceous ecosystems (Richardson et al. 2000). In the La Crau plain, colonization by the bramble has thus resulted in alterations in the plant composition, even if they are limited in comparison with those caused

by the changes that led to colonization by the bramble (e.g. the water stress removal due to infiltrations from neighbouring irrigated meadows) (**Chapter 2**).

In addition to the impact on the richness and the diversity of the plant communities, the increase in bramble cover has reduced the grasslands available to the flocks of sheep on the grazing ranges (Kirby et al. 2005; CERPAM 2007; McEvoy et al. 2006). This closing off of the environment would appear too to represent a threat to the emblematic dry grassland fauna of the La Crau plain (Cheylan et al. 1983; Jaunatre 2012).

We aimed to characterize and distinguish the factors thought to be responsible for the occurrence and the expansion of bramble colonization in the La Crau plain. We hypothesized that colonization by the bramble was facilitated by: 1) severe fragmentation, reflected by high heterogeneity indices, of the landscape matrix in the vicinity of the plots affected by the colonization, and 2) by the occurrence of water infiltration due to the spread within this matrix of zones of irrigated meadows and cultivated areas.

1.3. Methods

1.3.1. Study area

The plain of la Crau (4°52'00.84"E - 43°33'25.97"N, **Fig. 1.1** & **Fig. 1.2**), located in southeastern France, is a Mediterranean steppe that was once a stony river delta. This soil is still covered more than 50% of round stones creating microclimate beneficial to vegetation during drought. The action of calcium-carbonates in the runoff waters on the stones led to the formation a calcareous matrix of several meters, making the groundwater inaccessible to the root system (Molliex et al. 2013). The plain is submitted to a dry Mediterranean climate and an itinerant sheep grazing since several thousand years (Devaux et al. 1983; Leveau 2004; Buisson & Dutoit 2006; Henry et al. 2010). The interaction between the particular soil conditions, the dry climate and the itinerant sheep grazing led to the origin of a unique and species rich plant community of typical grasses, forbs and a few chamaephytes, adapted to the drastic conditions of the steppe (Henry et al. 2010). Composed of more than 50% of annual species, this community is dominated by *Brachypodium retusum*, the target perennial grass of the mature steppe and by the chamaephyte *Thymus vulgaris*.

The La Crau plain has been subjected to numerous disturbances resulting in the loss and fragmentation of the dry grassland habitat (Devaux et al. 1983; Buisson & Dutoit 2006). In four centuries, the dry grassland vegetation has been reduced by 80%, from a surface area of 50 000ha to about 10 000ha. (Devaux et al. 1983; Buisson & Dutoit 2006; Henry et al. 2010). The landscape matrix of the La Crau plain is today composed of relict patches of original dry grassland, of different sizes and shapes, adjacent to fruit orchards, market gardens and cereal plantations and irrigated meadows as well as fallow formerly cultivated, industrial and military zones (**Fig. 1.1**). The largest patch of dry grassland is situated in the center of the plain and still covers an area of 6 500ha (Gaignard 2003; Trolard et al. 2013).

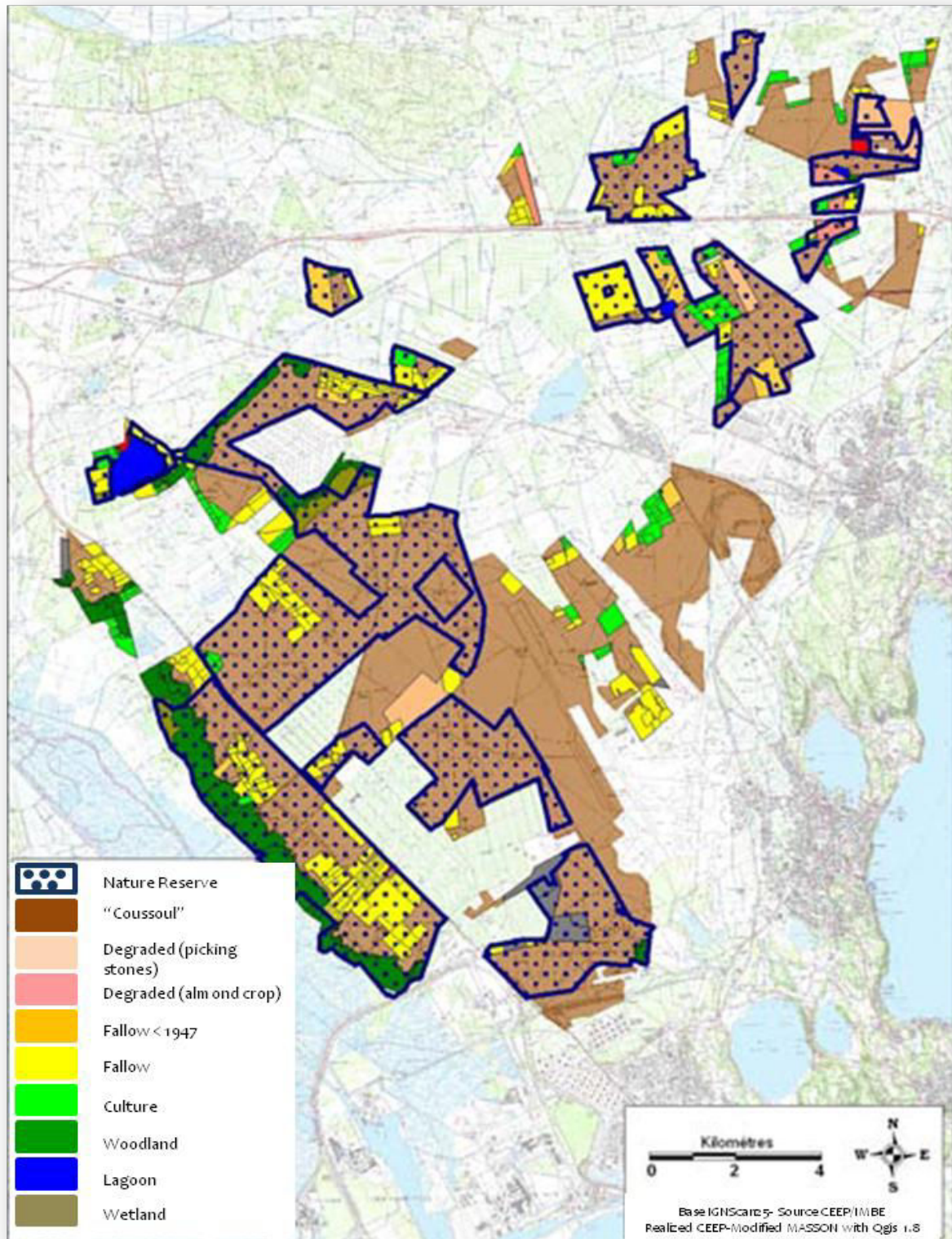


Figure 1. 1 Land-uses in the plain of la Crau in 2006 (From CEEP 2006, modified by Masson).

1. 2.3. Biological model

Because of hybridations and of the capacity to sexual and vegetative reproduction, the *Rubus* genus (Rosaceae) is a very complex genus, composed by 900 to 2 000 species which the identification is very difficult (Asker 1979; Thompson 1997; Kollmann et al. 2000). Within the genus *Rubus*, 8 species colonise natural environments (*R. alceifolius*, *R. argutus*, *R. cuneifolius*, *R. discolor*, *R. ellipticus*, *R. fruticosus*, *R. moluccanus* and *R. ulmifolius*, Daelher 1998). Their reproductive capacity, their resistance to uprooting and herbicides and the widespread distribution of seeds by frugivores equip bramble species with a strong ability to colonize new areas.

In the Plain of La Crau, the species of *Rubus* found is *Rubus ulmifolius*, the elmleaf bramble. It's an apophyte species (Zajac & Zajac 2009). It has the capacity to reproduce sexually, to layer and to sucker (Jordano 1984; Wehrle 1985; Kollmann et al. 2000). Therefore, it forms a network of spiny clones issued from the same perennial stock (Wehrle 1985). Only the developed root system is perennial, shoot is bisannual, the fructification takes place only during the second year. Bramble is more competitive than herbaceous plants for light. Moreover, it can facilitate the development of some of them and of pioneer shrubs protecting them from over-consumption by domestic and wild herbivores (McDowell 2002).

The development in the Plain of La Crau is generally limited to stone of piles dating to the Second World War. German army had constructed them in order to prevent landing by allied aircraft (Devaux et al. 1983). The piles of stones allow maintaining some moisture, creating a microclimate favorable to the development of brambles. Therefore, stones of piles can be considered than potential windows of colonization (Johnstone 1986). The itinerant sheep grazing can control the dynamic of brambles around these stone piles. Indeed, the young shoots of brambles are very palatable and appreciated by sheep. Nonetheless, when changes in land use take place (e.g. transformation of steppe area in arable area, decrease of grazing pressure), the equilibrium is altered and the brambles may then colonize the steppe around the stone piles.

1.3.2. Protocol

In the La Crau plain, 9 sites, colonized by the bramble, we chose on the basis of their contrasting cultivation history (**Fig.1.2** & **Table 1.1**): three sites, formerly cultivated and grazed since the 1980s (**F**), three sites subjected to water infiltration from neighbouring irrigated meadows or farmland (**I**) and three sites combining both types of changes in land use (**FI**).

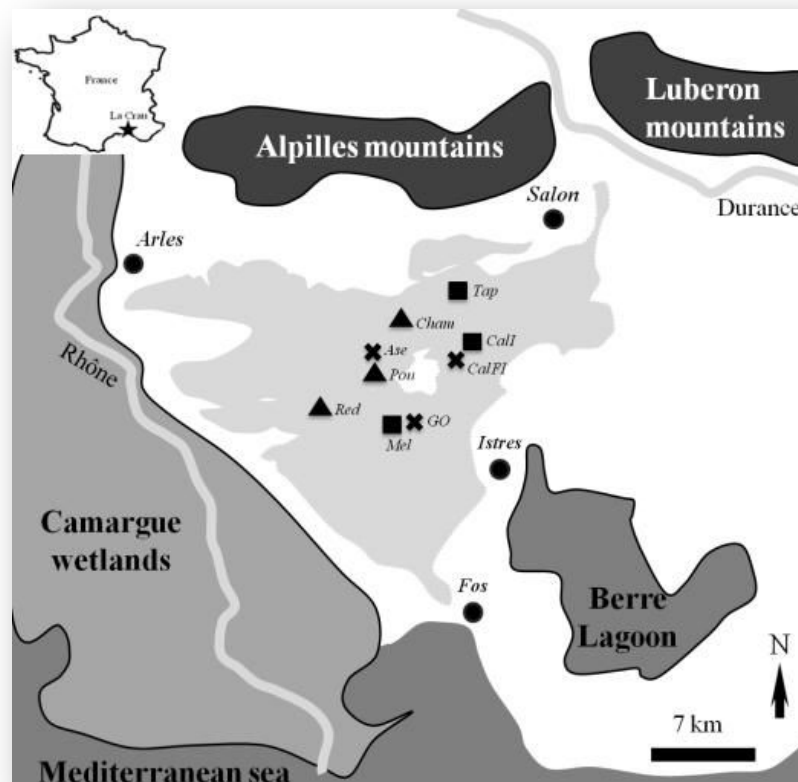


Figure 1. 2 Geographical position and map of La Crau in south-eastern France with the nine study sites represented by: triangle for Fallow sites (F), squared for sites with water Infiltrations only (I) and cross for Fallow sites with water Infiltrations (FI). See **Table 1.1** for site abbreviations.

Table 1. 1 Main characteristics of the nine study sites in the plain of La Crau, south-eastern France: abbreviation; GPS position (see **Fig.1.2**); F = fallow sites, I = dry grasslands with water infiltrations only and FI = fallows sites with water Infiltrations.

Site	Abbreviation	GPS position	Treatment
Ase	Ase	4°52'50.86"E-43°36'57.72"N	FI
Calissane FI	CalFI	4°57'38.48"E-43°36'55.56"N	FI
Calissane I	Call	4°57'55.33"E-43°37'01.91"N	I
Chambonnet	Cham	4°54'17.49"E-43°38'26.53"N	F
Guillaume d'Orcel	GO	4°54'56.73"E-43°34'11.44"N	FI
La melonnière	Mel	4°53'37.14"E-43°34'07.78"N	I
La tapie	Tap	4°57'36.49"E-43°49'00.40"N	I
Poulagères	Pou	4°52'26.54"E-43°36'34.72"N	F
Redorcarmin	Red	4°49'34.80"E-43°34'56.36"N	F

Data Analyses

In order to measure the changes in the landscape structure and colonization by the bramble, we selected 2 dates, 1992 and 2008, for which aerial photographs of the *Institut Géographique National* are available (digitalized for 1992 & BD Ortho for 2008). Like many studies focusing on temporal series of changes which compare two dates (Vasconcelos et al. 2002), we chose a time lag of more than 15 years, considered sufficient and representative for the La Crau plain of changes in land use (Trolard et al. 2013). In 2008, the bramble cover was digitalized with the choice of a 25 by 25m grid on the basis of a geographical information system (GIS) and BD Ortho. An index (from 1 to 5) was attributed to each mesh according to the mean percentage of bramble cover within the mesh of the grid (1: 5%; 2: 17.5%; 3: 37.5%; 4: 62.5 %; 5: 87.5 %).

At each site and for the two years, we produced a land occupation map within a buffer zone of 500m around the centroids of each plot colonized by the bramble. The radius of the buffer zone was chosen in such a way as to avoid as far as possible excessive overlapping between the sites likely to favour correlations between the landscape variables considered (**Table 1. 2**). The digitalization of the land occupation, the definition of the buffer

zones and all the work related to the geographical information system were performed using the ArcGis software (version 10.1 ESRI), QGIS (version 1.7 et 1.8).

Landscape variables

Nineteen landscape variables (**Table 1.2**) were considered for the buffer zones taken within a radius of 500m around the centre of the colonized plot on the basis of aerial photographs and maps from the La Crau water table management authority (*Syndicat Mixte de Gestion de la Nappe Phréatique de la Crau* - SYMCRAU) for the variables relative to the distance between the sites and the channels, data which were only available for 2008.

Among these variables, 9 concern the land occupation and not its use (**Table 1. 2**). The land occupation determines its physical state, which can be observed, whereas the soil use provides information regarding the use made of the site: the type of agriculture, the grazing pressure (Tuner II & Meyer 1994; Burel & Baudry 1999).

Table 1. 2 Landscape parameters calculated for the nine study sites in the plain of La Crau, south-eastern France and used as independent variables in statistic analyses.

Landscape parameters	Description
SHDI	Shannon index (heterogeneity)
D_canal	Distance between site and canal
D_wet	Distance between site and wetlands
Area	Site area
Urban	Urban surface in the buffer area
Cereals	Cereals surface in the buffer area
Orchards	Orchards surface in the buffer area
Fallow	Fallow surface in the buffer area
Woodland	Woodland surface in the buffer area
Crops	Crops surface in the buffer area
Grassland	Grassland surface in the buffer area
Steppe	Steppe surface in the buffer area
Wetland	Wetland surface in the buffer area
Cover	Percent cover of brambles on the site
R1	average of bramble cover for class 1 (5%)
R2	average of bramble cover for class 2 (17.5%)
R3	average of bramble cover for class 3 (37.5%)
R4	average of bramble cover for class 4 (62.5%)
R5	average of bramble cover for class 5 (87.5%)

Heterogeneity is considered spatially when we refer to the landscape matrix and temporally when we look at the changes in land use. On the basis of the proportions of each land occupation within the buffer zone, the landscape heterogeneity was measured on the basis of the formula of the Shannon index SHDI according to the formula:

$SHDI = -\sum_{i=1}^m P_i \ln P_i$, where i is the landscape element and P_i is the proportion of the i class. SHDI is equal to 0 when the landscape is composed of a single patch. The SHDI increases when the number and the distribution of the patches become more evenly balanced (McGarrigal et al. 2002). All these variables were also calculated by means of the ArcGis and Qgis software.

Statistical Analyses

We first carried out linear regressions between the bramble cover at different dates, the heterogeneity of distribution by plot and the heterogeneity calculated for the surrounding landscape. In order to make a first selection of the landscape variables explicative of the bramble colonization and to better understand the composition of the landscape matrices studied, an PCA based on the landscape variables was performed only in 2008, given the absence of some data for 1992 (distance to canals). In order to correlate the bramble abundance with the landscape variables, we used Generalized Linear Models (GLM). These analyses were performed using the packages GLMULTI, LME4, MULTICOMP and the software R (2008). The selection of variables was done by means of the GLMULTI procedure (Calcagno & De Mazancourt 2010). This function makes it possible to generate all the possible models (in function of given constraints and parameters) with a GLM function and to rank them according to the selection criterion. The model producing the best AIC (*Akaike Information Criterion*, Akaike 1973) was thus selected. This criterion is applied to the models which are based on the maximum probability. It corresponds to a compromise between the bias (errors linked to the study, which tend to diminish with the number of parameters) and the parsimony (to have the fewest possible explicative parameters). The selected model is the model presenting the smallest AIC.

Mixed GLM were then adjusted to the set of data. In this model, we introduced the site factor as random factor in order to better take into account in the model the constraints of spatial dependence between data.

1.4. Results

*1.4.1. Patterns of change in invasion by *R. ulmifolius* between 1992 and 2008*

In 1992, the fallow sites were characterized by rates of bramble cover (11.39 ± 2.54 %) that were significantly lower in the fallow plots with water infiltration (30.05 ± 5.21 %) and then the plots with water infiltration alone (24.85 ± 7.17 %, $\chi^2 = 2.49$, $d_f = 2$, p-value < 0.01). However, no significant difference was recorded in 2008 between the 3 types of site ($\chi^2 =$

0.62, $d_f = 2$, $p\text{-value} > 0.75$). Between 1992 and 2008, the mean overall cover rate (all plots together) significantly increased, rising from $22.10 \pm 7.06 \%$ to $36.04 \pm 5.7 \%$. This rate significantly increased in the fallow plots ($t = -206.4656$, $p\text{-value} < 0.001$, **Fig. 1.3**) but also in the plots with water infiltration ($t = -327.0098$, $p\text{-value} < 0.001$, **Fig. 1.3**), rising respectively from 11.39 ± 2.54 in 1992 to $40.71 \pm 13.10 \%$ in 2008 and from 24.85 ± 7.17 in 1992 to $37.30 \pm 5.21 \%$ in 2008 ($p\text{-value} < 0.001$, **Fig.1.3**). Nevertheless, no significant difference was recorded between these two years in the fallow plots that were also subjected to water infiltration ($t = -169.9548$, $p\text{-value} = 1$, **Fig. 1.3**).

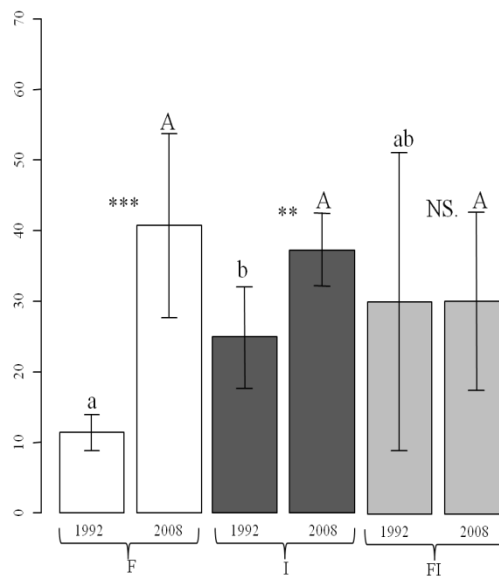


Figure 1.3 Average cover of bramble and standard errors in fallow without water infiltrations (F), dry grasslands with water infiltrations only (I) and fallow with water infiltrations (FI) the two years studied (1992 & 2008) in the La Crau plain (southeastern France). Bars sharing a common letter are not significantly different (Tiny letter for 1992 and uppercase for 2008 for $p < 0.001$, *** & $p < 0.01$ ** for differences between years in the same type of site).

In 2008, the bramble cover of the sites studied was not homogeneous. Differences of cover rate between the grids were recorded in function of the class of cover. The fallow plots without water infiltration presented shrub encroachment that was less dense (class 1), with $70.11 \pm 11.33\%$ of the shrub overgrown zone covered by less than 5 % of shrubs (**Fig.1.4.** & **Fig.1.5.**). In contrast, the plots with water infiltration, whether formerly cultivated or not (I

and FI), presented a mean shrub cover rate that was significantly higher. 14.21% of the cover of FI plots were overgrown at mean rates of 87.5% (class 5), whereas of the fallow plots without water infiltration, only 0.88% were overgrown with the same rate of cover (**Fig.1.4. & Fig.1.5.**).

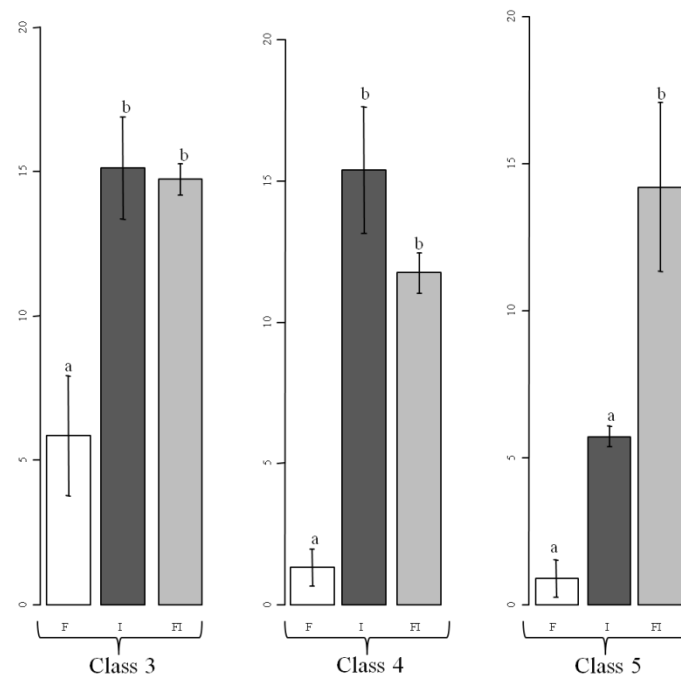


Figure 1. 4 Average cover of bamboo in 2008 and standard errors in the 9 studied sites of the La Crau plain (southeastern France) in function of the cover classes Class 3 = 37.5%, 4 = 62.35 % et 5 = 87.5 %, in fallow without water infiltration (F), dry grasslands with water infiltrations (I) and in fallow with water infiltrations (FI). Bars sharing a common letter are not significantly different.



Figure 1.5 Mapping of the bramble encroachment in 2008 on a fallow with water infiltrations (le “Coussoul d’Ase”, the La Crau plain, southeastern, France) realized with a 25 x 25m grid in function of cover rates classes. Pale yellow: 5 %; yellow: 17.5 %; orange: 37.5 %; red: 62.5 % and dark red: 87.5 %.

In 1992, plots subjected to water infiltration were significantly more interspersed within more homogeneous landscapes ($\text{SHDI: } I = 0.38 \pm 0.037$) than fallow plots subjected or not to water infiltration ($\text{SHDI: } F = 0.50 \pm 0.06$; $\text{FI} = 0.60 \pm 0.034$, $p\text{-value} < 0.05$). No significant difference was however recorded in 2008 for this index. Nevertheless, the overall heterogeneity of the landscape matrix around the plots studied increased significantly between 1992 and 2008, rising on average from 0.49 ± 0.038 to 0.56 ± 0.027 . No correlation was however noted between the increase in landscape heterogeneity and that of the plots overgrown by bramble, whatever the type of site ($t = -0.0406$, $R = -0.01$, $p\text{-value} = 0.95$). Similarly, no correlation was evidenced between the landscape heterogeneity and the

different rates of bramble cover of the plots in 1992 and 2008, whatever the type of site considered.

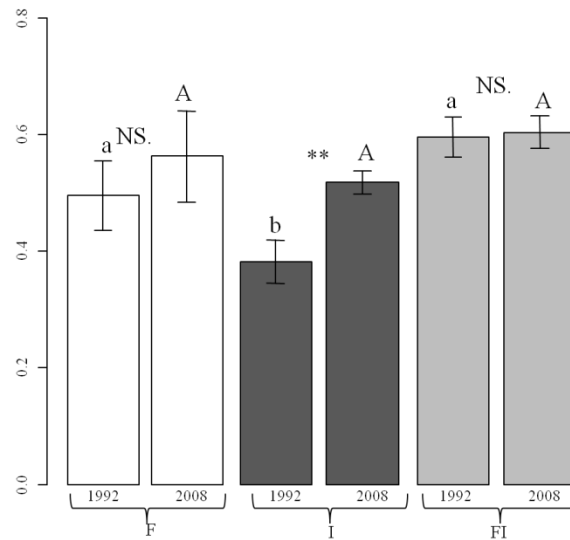


Figure 1. 6 Average landscape heterogeneities and standard errors in the buffer zone of 1km diameter around fallow without water infiltrations (F), around dry grasslands with water infiltrations (I) and around fallow with water infiltrations (FI) the two years studied (1992 & 2008) in the La Crau plain (southeastern of France). Bars sharing a common letter are not significantly different (Tiny letter for 1992 and uppercase for 2008 for $p < 0.001$, *** & $p < 0.01$ ** for differences between years in the same type of site).

Finally, the SHDI recorded within the fallow plots and the dry grassland plots subjected to water infiltration significantly increase between 1992 and 2008, (F: 0.49 ± 0.06 in 1992 and 0.56 ± 0.078 in 2008; I: 0.38 ± 0.037 and 0.52 ± 0.02 in 2008, p -value < 0.001 , **Fig. 1.6.**). No significant difference was however recorded between these two years for the fallow plots subjected to water infiltration.

1.4.2. *Landscape matrices' organization and correlation with the encroachment.*

Axis 1 of the PCA for the landscape variables recorded in 2008 explained 39.45% and axis 2 16.60% of the total inertia (**Fig.1.7.**). Axis 1 compared fallow plots without water infiltration (F) with dry grassland plots only subjected to water infiltration (I). The (FI) plots occupied an intermediate position but are closer to the (I) plots. The (F) plots were rather characterized by the presence of low bramble cover rates (R1), by greater heterogeneity of the landscape matrix (SHDI) including cereal plantations, constructed infrastructure and fallow plots more extensive in area. In contrast, the dry grassland type plots subjected to water infiltration were rather characterized by high rates of bramble encroachment, by high cover rate classes and by the more frequent presence of irrigated areas within their landscape matrix.

On axis 1 of the PCA, the percentage of brambles was positively correlated with the surface area of irrigated meadows present within a radius of 500 m around the plot. This percentage was, in contrast, inversely correlated with the heterogeneity (SHDI) of the site with regard to bramble cover and fallow areas, woods and cereals present within the landscape matrix. The percentage of bramble would not however appear to be correlated with the presence of woods within the landscape matrix or with the distance from the canals and the irrigated zones.

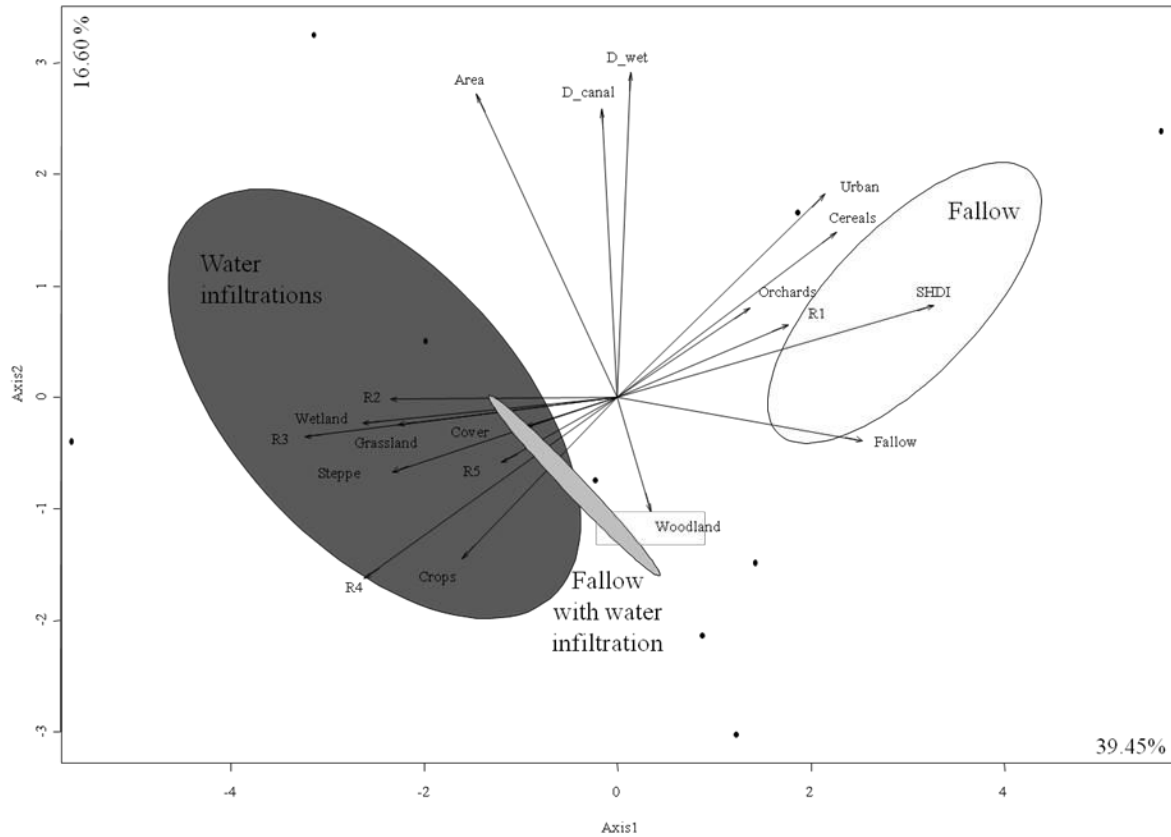


Figure 1. 7 PCA ordination of landscape parameters on 9 sites in the La Crau plain, south-eastern France (2008). Samples from each type of site are grouped by full lines: water infiltrations in light grey, fallow in grey and fallow with water Infiltrations in black grey. Arrows represent landscape variables (Area: site area; D_wet: distance between site and wetland; D_canal: Distance between site and irrigation canal; Cover: Global percentage of *Rubus* in the site; to R1 at R5: Cover of bramble in function of the average cover in each cell of grid on each study site: 1 for 5% covered by brambles, 2 for 17.5%, 3 for 37.5%, 4 for 62.5% and 5 for 87.5% ; Woodland, Grassland, Steppe, Crops, Wetland, Fallow, Urban, Cereals, Orchards: area of each habitat in the buffer zone of 1km diameter).

A comparison of the AIC (*Akaike Information Criterion*) between the null model (model for which no landscape variable was considered) and the mixed model showed an AIC always lower for the mixed model (respectively 167.97 and 163.88, p -value < 0.01), evidencing an impact of the landscape variables on the bramble dynamic. The model selected was the mixed model, including as explicative variables the areas of fallow plots and irrigated meadows present within the landscape matrix within a radius of 500m around the plot (AIC

161.51, p -value < 0.01). The bramble cover in the different plots was positively correlated with the proportion of fallow zones and irrigated zones within the landscape matrix (fallow: $t=1.107$, $R=0.38$, p -value < 0.05 and irrigated zones: $t=1.1129$, $R=0.48$, p -value < 0.05).

1.5. Discussion

Invasion by native shrub species results in changes in the functioning of semi-arid ecosystems (Alofs & Fowler 2013). Since the beginning of the 20th century, there has been an acceleration of these phenomena. Although often associated with phenomena of degradation (*Millenium Ecosystem Assessment* 2005), it is difficult to propose a general model since this phenomenon depends so much on biotic and abiotic conditions, present and/or past, interactions between certain distinct factors (over-grazing, anthropic activities, increase in atmospheric CO₂, disturbances in the fire regime, etc.) (Van Auken 2000; Eldridge et al. 2011) as well as the species involved in the shrub encroachment (Maestre et al. 2009). In the Mediterranean basin, such invasions are frequently related to the cessation of the centuries-old practice of sheep grazing (Maestre et al. 2009).

In this study, we have sought to characterize and discriminate different factors acting at various scales that play a role in the dynamic of invasion by the bramble in the La Crau plain. Our hypotheses were that this phenomenon might be favoured 1) by severe fragmentation of the landscape in the vicinity of the invaded plots, resulting in high heterogeneity indices, and 2) by a higher proportion within the landscape matrix of zones that might give rise to water infiltration (irrigated meadows and cultivated plots), resulting in a higher rate of encroachment of the plots.

In semi-arid ecosystems, the availability of water in time and space is the main factor determining their structure and their dynamic (Noy-Meir 1973). The positive correlation between shrub cover, the size of the shrub patches, the rainfall and thus the water available in the soil, has already been evidenced in numerous studies (Yao et al. 2006; Throop et al. 2012). It is thus already established that the factors mainly responsible for this phenomenon are above all the availability of water and thus of nutrients, the fire regime and the grazing patterns (Sankaran et al. 2005; Gibbens et al. 2005; Eldridge et al. 2011). In our study, we

found that the presence of *R. ulmifolius* was positively correlated with the presence of irrigated plots in proximity (500m radius). The higher is the percentage of irrigated zones within the landscape matrix, the greater is the rate of encroachment by the bramble. A similar correlation was also evidenced for another bramble species, *R. discolor*, in the prairies of California (Williams et al. 2006) where the colonization of the prairies preferentially started on the banks of a watercourse. Another study carried out in semi-arid grasslands in China also showed that the rainfall, and thus the availability of water, was the main factor controlling the rate of cover and the size of patches colonized by shrub species (Chen et al. 2014).

In the ecosystems of the Spanish *Dehesas*, plant communities close to those of the La Crau plain, the dynamic of water in the soil depends largely on the land use. Agricultural practices give rise to changes in the physical and chemical properties of the soil by favouring, in particular, water infiltration (Cubera & Moreno 2007). Alterations in the composition and the structure of the soil may thus explain the correlation recorded in our case between the presence of cultivated plots or fallow plots within the landscape matrix and an increased rate of invasion by the bramble. The cultivation of the land in the La Crau plain has indeed induced significant changes in the physical, chemical and structural (compression, compacting) characteristics of the soil which, with the absence of plant cover that might favour runoff to the ground water (Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006; Coiffait-Gombault et al. 2012; Jaunatre 2012).

A plant community becomes more vulnerable to colonization when the quantity of resources not used by the local species increases (Davis et al. 2000). It may then open a window of opportunity for the arrival of new species (Johnstone 1986; Shea & Chesson 2002). This would appear to be the case at the La Crau plain where the newly available water has favoured the development of a species with rapid vegetative reproduction, *R. ulmifolius* (Jordano 1984; Wehrle 1985; Kollmann et al. 2000; McDowell & Turner 2002).

In heterogeneous landscapes, the colonized patches have a lower mean rate of cover than in homogeneous environments. Since 1955, changes in patterns of land use have resulted in the fragmentation of the La Crau plain which has given rise to an increase in the heterogeneity (Gaignard 2003). Our results show that this is not however correlated with an increase in the rate of encroachment of the dry grassland by the bramble or an increase in the

heterogeneity within the plots of the nine sites we studied in the La Crau plain between 1992 and 2008.

A more heterogeneous landscape (in habitats and in resources) may accommodate a larger number of species, native and/or exotic (Chapin et al. 2000). The phenomena of coexistence and competition are thus favoured by spatial heterogeneity (Levin 1992). Thus, the more fragmented the landscape matrix, the more the conditions favourable to the bramble are limiting and the more the bramble is in competition with other species that might limit its development at this scale. This might explain the fact that the invasion of the plots differs in function of the types of plot studied. The fallow plots without water infiltration are interspersed within more heterogeneous landscape matrices than the plots subjected to water infiltration. These fallow plots are then for the most part covered by small banks of bramble (mean cover 5 %), in contrast with zones with water infiltration where the patches with a high density of bramble are significantly more numerous. In addition, according to the theory of variations in available resources ('*Fluctuating resource availability*' Davis et al. 2000), the phenomena of colonization are facilitated by the greater availability of resources and/or better assimilation by the species. The presence of water infiltration thus gave rise to a greater increase in the bramble cover rate after 1992, then stabilization, which might be explained by competition from a perennial herbaceous species, *Brachypodium phoenicoïdes*. Its cover rate is always higher in plots subjected to water infiltration (**Chapter 2**).

The presence of hardened conglomerate between 40 and 80 cm depth prevents the bramble roots from drawing water from deeper down, which would have enabled it to avoid competition with the *brachypodium* roots. Observation of the soil profiles in a fallow plot subjected to water infiltration shows very close entwining of the roots of bramble and *brachypodium* down to 70 cm (**General Introduction**). In contrast, very low cover rates of *B. phoenicoïdes* were recorded in the fallow plots without water infiltration, which might explain the strong increase in bramble cover between 1992 and 2008 for this type of plot.

Our results show that the colonization dynamic of the bramble is influenced not only by changes in land use occurring within the dry grassland vegetation (period of cultivation), but also within the landscape matrix (increase in the surface area of irrigated meadows and cultivated plots). The impact of these earlier disturbances and the water stress removal do

not however have a cumulative effect. The water infiltration also induces changes in the composition of the herbaceous stratum, including the increase in *B. phoenicoïdes* cover which gives rise to a decline in the specific richness but which would also appear to be in competition with the bramble. This species is thus capable of occupying the place left by the bramble after shrub clearing in the sites subjected to water infiltration (**Chapter 3**).

1.6. Conclusion

The direction that future environmental changes may take, in the light of the current socio-ecological context, is difficult to predict. The density, cover and composition of species will continue to change. In plant communities dating back to centuries-old interactions, reversing the process (by altering or changing the successional trajectory) would appear to be a long and difficult process, if not quite impossible (Van Auken 2009). A more integrative approach should therefore be adopted in order to conserve and/or restore the relict plots of dry grassland. Our results confirm that the plant secondary successions depend not only on abiotic and biotic conditions affecting plant communities but also the forcing induced by the higher levels of organization. The combat against shrub encroachment at the La Crau plain for the restoration of the dry grassland plant community thus calls for an overall approach. Our results show that prior to any conservation and/or restoration operation, the processes responsible for the degradation must be taken into account at the different scales and levels of organization of living organisms (landscape, community, population). In our case, any shrub clearing operation without stopping the water infiltration (construction of drains, repair of channels) would at best result in domination by another herbaceous species that is competitive and unpalatable for grazing sheep (**Chapter 2**).

Transition vers le Chapitre 2

Le **Chapitre 1** a permis de fixer le cadre (niveau d'organisation $n+1$) dans lequel l'envahissement de la plaine de la Crau par la ronce a lieu. Celui-ci est bien corrélé à la composition de la matrice paysagère. La présence d'anciennes friches et de sites soumis à infiltration hydrique semble donc avoir un rôle sur la colonisation (vitesse de recouvrement) de cette espèce dans cet écosystème. Le **Chapitre 2** s'intéresse aux réponses de la communauté végétale steppique face à de tels changements. L'étude de la communauté végétale en tant que niveau d'organisation (n) est généralement acceptée de part l'importance des organismes végétaux dans le fonctionnement et les services écosystémiques (Hooper et al. 2005; Tilman et al. 2006). Dans cette partie, nous avons donc cherché à comprendre quels étaient les effets d'une part des facteurs favorisant la dynamique de la ronce (phases culturales, infiltrations hydriques) et d'autre part les effets directs de la ronce sur cette formation herbacée rase (composition, richesse, diversité taxonomique et fonctionnelle).

Impacts of water stress removal and disturbance regimes on Mediterranean dry grasslands diversity and their succession

Solène Masson, Matthieu Gauvain, François Mesléard & Thierry Dutoit

Article en préparation pour *Acta Oecologia*

1.7. Abstract

The aim of this study was to disentangle the effects of stress and disturbance removal on plant community species richness and functional diversity of a Mediterranean rangeland, the steppe area of La Crau in southeastern France. We compared undisturbed control steppe vegetation with vegetation impacted by major changes in land use such as earlier phases of cultivation (dating back 20 years) and/or current water infiltrations (revealed by the presence of a tussock grass perennial species, *Brachypodium phænicoides*), since the establishment of adjacent hay meadows. We considered plots with and without brambles (*Rubus ulmifolius*), an indigenous shrub species that had colonized the site after the land-use changes. We monitored the composition and measured the taxonomic and functional species richness, evenness and similarities of the different plant communities. The species richness of the undisturbed steppe community was significantly higher than all the disturbed plant communities. Although cultivation led to the dominance of ruderal-type species, the removal of water stress had a stronger negative impact, enabling the establishment of herbaceous competitor species such as *B. phænicoides*. The dominance of this species resulted in a significant decline in plant species richness and evenness after water stress removal. In contrast, the presence of brambles correlating with changes in land-use (former cultivation and/or current water infiltration) did not have a significant impact on plant species richness in the vicinity of bramble bushes, although it significantly modified the composition of the adjacent herbaceous vegetation. Thus our study highlights again the very low resilience of Mediterranean dry grasslands after disturbance. While both former cultivation disturbance and the removal of water stress resulted in changes within the plant community, our findings reveal a stronger impact of the water stress removal. Water infiltration led to decreased plant species richness and evenness because the greater availability of water favoured competitor species over the stress-tolerant characteristic xeric species of the Mediterranean steppe. To restore the original steppe species richness, therefore, the priority would appear to be control of water infiltrations, even before any scrub-clearing undertaken to control bramble colonization.

1.8. Introduction

Over the past decades, industrial development, intensification of agriculture and urban development have resulted in a constant degradation of ecosystems (Chapin et al. 2000). A lot of habitats have been destroyed or fragmented, with a consequent considerable decline in landscape diversity as well as animal and plant diversity (Kiviniemi 2008). Grasslands, forests and wetlands in particular have been transformed into agricultural land or urban areas (Chapin et al. 2000). Naturally resilient ecosystems have the ability to revert to the state prior to the disturbance (Hirst et al. 2003). However, other ecosystems, too severely damaged by events in their history, have gone beyond thresholds of irreversibility and require human intervention in order to revert to their prior state (Aronson et al. 1995). At the end of the 20th century, awareness of the threats facing ecosystems led to changes in environmental policy focus (Costanza et al. 2007; Sommerville et al. 2011). The conservation, preservation and restoration of biodiversity are thus presented today as priorities by the international environmental authorities (CBC COP 2010).

Ecological restoration refers to interventions that aim to re-establish the full functioning, structure and biodiversity of an ecosystem that has been degraded, damaged or destroyed, by restoring it to the desired trajectory (Aronson et al. 1995; SER 2004). This re-establishment involves reconstructing the plant community of the ecosystem, which plays a major role in its functioning and is the foundation for trophic chains and biogeochemical cycles in all terrestrial ecosystems (Temperton et al. 2004). In order to ensure successful ecological restoration of plant communities, it is therefore necessary to understand ecosystem responses to current or past disturbances and stresses that control vegetation dynamics (Lavorel et al. 1999). According to the criteria of Grime (1979) and of White and Pickett (1985), cultivation can be considered as a major disturbance causing major alterations to the properties of the ecosystem as well as the total destruction of the initial plant community. However, when the degradation of the ecosystem only results in a loss of productivity, this change is termed 'stress' by Grime (1979). In the Mediterranean region, the two main stresses faced by plant communities are lack of water and access to light (Peco et al. 2006).

In the Mediterranean, human activities date back several millennia (Pons & Quézel 1998). Itinerant grazing is one of the most ancient. Practiced since the Neolithic Age, it is one

of the main factors governing the dynamics of extinction, colonization and distribution of species (Peco et al. 2006). While it is considered as a disturbance for many ecosystems (Sala et al. 1986; Dutoit & Alard 1995; Rossignol et al. 2011), it is an integral part of Mediterranean rangeland functions and plays a determining role in vegetation dynamics, with a direct impact on plant community composition and structure (Le Houérou 1981). The secular interaction between itinerant grazing vegetation and the strong intra/inter-annual variations in the Mediterranean climate (Le Houérou 1981) have favoured the development of diversified and locally adapted plant communities (annual plants, sclerophyllous and thorny ligneous plants) (Noy-Meir et al. 1989; Lavorel et al. 1999).

In addition to this traditional land use, intensive agricultural systems have been added, or have temporarily replaced the rangelands, creating a complex mosaic of semi-natural and artificial habitats (Peco et al. 2006). The impact of former intensive farming practices on ecosystems has been the subject of several studies showing that the ploughing of Mediterranean rangelands and their fertilization lead to a decline in species richness and changes in floristic composition even for decades after cessation of cultivation (Römermann et al. 2005).

The plain of La Crau (southeastern France) is an example of a Mediterranean pastoral ecosystem degraded by the development of intensive agricultural practices (Devaux et al. 1983; Dutoit et al. 2013). More than 6000 years of interaction by the Mediterranean climate, in particular weak rainfalls (< 400mm/year), with itinerant sheep grazing and stone-covered soil, has resulted in a characteristic dry grassland plant community (Buisson et al. 2006). This community, often referred to by the term 'steppe' (Myers et al. 2000), can more properly be considered a pseudo-steppe (Devaux et al. 1983; Henry et al. 2010) because the traditional sheep grazing system, rather than the Mediterranean climate, is the driver of grassland maintenance (Fadda et al. 2008).

The plain of la Crau has undergone major degradations since the 16th century: the development of irrigation with the subsequent construction of channels, the planting of orchards and truck gardening (Buisson & Dutoit 2006). The impact of agricultural intensification on this typical vegetation has already been the focus of several studies revealing that the cultivation of the steppe resulted in a decline in species richness and drastic

changes in plant community botanical and insect composition (Dutoit et al. 2013). There is also evidence of very poor resilience even several decades after the abandonment of cultivation and the reintroduction of traditional itinerant sheep grazing (Römermann et al. 2005). Moreover, cultivation led to landscape fragmentation, creating a multitude of patches of variable size and shape (Gaignard 2003). Some of these patches suffer the indirect impact of agricultural practices carried out in neighbouring areas, in particular water infiltrations due to the irrigation of hay meadows by submersion and/or leaks from their adjacent irrigation channels (Gaignard 2003). These water infiltrations are already expressed by the presence of a grass tussock perennial species, *Brachypodium phænicoides* (L.) Roem. & Schult, which colonized the steppe plant community in its edge with irrigated meadows or unmaintained channels (Devaux et al. 1983). This change in land use results in the removal of water stress, the major stress determining Mediterranean plant community composition and dynamics.

The responses of vegetation to disturbances or stresses are generally different at the individual (e.g. morphology, physiology, phenology), population (e.g. abundance, turnover) and community scales (e.g. composition, richness, diversity, etc.) (Fernández-Alés et al. 1993). In order to better understand the drivers that structure the plant community and/or to restore the initial community, the respective impacts of disturbance and stress regimes need therefore to be distinguished. In the La Crau plain it is important to determine whether it is the regime of disturbances or the removal of stress that is most profoundly altering composition, species richness and diversity of plant community in order to better prioritize ecological restoration operations (scrub-clearing) and/or biological conservation management systems (conservation grazing systems).

The disturbances related to former cultivation and water stress removal affect not only the typical plant community structure of the La Crau area, but also its successional dynamics (White & Jentsch 2004). The elmleaf bramble (*Rubus ulmifolius*), whose colonization is explained by disturbance and stress phenomena separately or correlatively (Mazzolari et al. 2011), is developed there. Bramble may compete with herbaceous plants for light, but it may also protect them from grazing via its thorny stems that make the herbaceous plants inaccessible (McDowell 2002; Williams et al. 2006; Uytvanck et al. 2008).

The aims of this study were therefore to determine 1) the relative impacts of earlier temporary cultivation phases and water stress removal on the composition, species richness, similarity, evenness and functional diversity of the local plant community; 2) the potential impact of colonizing shrub species as a factor aggravating the degradation of the herbaceous vegetation after these changes in land use (loss of species, homogenization of the flora).

1.9. Methods

1.9.1. Study area: the plain of La Crau

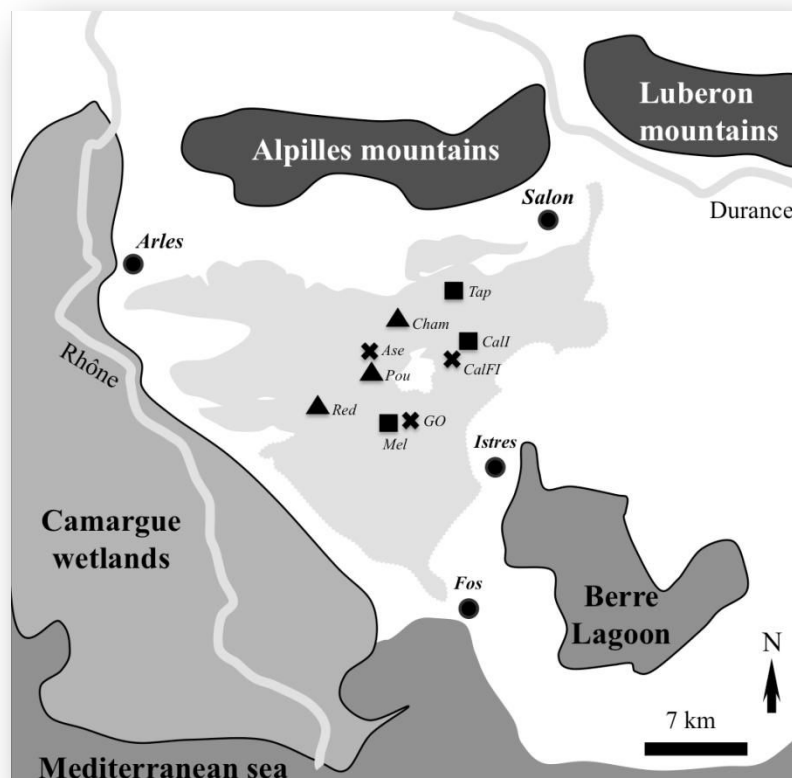


Figure 2. 1 Geographical position and map of La Crau with the nine study sites represented by: cross for Fallow and Infiltrations sites, squared for Infiltrations sites and triangle for Fallow sites (see **Table 2.1** for abbreviations).

Table 2. 1 Main characteristics of the nine study sites in the plain of La Crau, southeastern France: abbreviation; GPS position (see Fig. 2.1.); treatment applied at each site (F, I and FI).

Site	Abbreviation	GPS position	Treatment
Ase	Ase	4°52'50.86"E-43°36'57.72"N	FI
Calissane FI	CalFI	4°57'38.48"E-43°36'55.56"N	FI
Calissane I	Call	4°57'55.33"E-43°37'01.91"N	I
Chambonnet	Cham	4°54'17.49"E-43°38'26.53"N	F
Guillaume d'Orcel	GO	4°54'56.73"E-43°34'11.44"N	FI
La melonnière	Mel	4°53'37.14"E-43°34'07.78"N	I
La tapie	Tap	4°57'36.49"E-43°49'00.40"N	I
Poulagères	Pou	4°52'26.54"E-43°36'34.72"N	F
Redorcarmin	Red	4°49'34.80"E-43°34'56.36"N	F

The climate is typically Mediterranean, with a dry, arid summer and a temperate, humid winter, and total insolation of 3000 h/year. In addition, there is a dominant north-easterly wind reaching more than 50km/h on 110 days (Devaux et al. 1983). Composed of more than 50% annual species, this community is also dominated by a few perennial species such as *Asphodelus ayardii*, *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*, *Stipa capillata*. At regional scale, the plant species richness is one of the highest in southeastern France (Devaux et al. 1983; Buisson & Dutoit 2006).

The steppe was converted into hay meadows irrigated by submersion as early as the 16th century. In the course of the 20th century, agricultural intensification and the development of industrial and military buildings accentuated its fragmentation (Devaux et al. 1983; Buisson & Dutoit 2006; Henry et al. 2010). From 1960 to 1980, many plots were transformed into irrigated orchards and market gardens (*Solanaceae* and *Cucurbitaceae*), following which new plots were cultivated. The grazed area of La Crau thus drastically declined from initially more than 50 000 ha to 11 500ha (Buisson & Dutoit 2006; Henry et al. 2010). Gradually, the market gardens were abandoned and traditional sheep grazing was reintroduced on the formerly cultivated fallow lands (Römermann et al. 2004). Today, the remaining steppe fragments are often in direct contact with irrigated orchards and irrigated hay meadows. These changes in land use would appear to have favoured some colonizing

native species of the Mediterranean region such as the elmleaf bramble, which does not usually occur in the typical steppe vegetation (Jordano 1984).

This species forms networks of clones from the same perennial stock developing on soils with a slightly acid pH (Wehrlen 1985). It also has a well-developed root system (the only perennial part) and the capacity to regulate its water requirements. Its ability to maintain a strong stomatic conductance, low water-resistance, strong transpiration and high water-potential enable it to adapt to xeric episodes (McDowell & Turner 2002). This species generally out-competes herbaceous plants for light, but it can also facilitate the development of certain herbaceous plants and pioneer shrubs, protecting them from over-consumption by domestic and wild herbivores (McDowell 2002).

In the steppe, the presence of brambles is generally limited to stone piles. Around these stone piles, the development of bramble is generally strongly controlled by sheep grazing because of the appetizing nature of its young shoots.

1.9.2. *Experimental design*

We studied the vegetation of four agricultural histories that were considered as four different treatments applied to vegetation: (1) steppe original vegetation with no history of change in land use, as a control (C), (2) vegetation of formerly cultivated fields without water infiltration (F), (3) vegetation on fields currently subjected to water infiltration but never cultivated in the past (I) and (4) vegetation on formerly cultivated fields currently subjected to water infiltration (referred FI). Water infiltrations were detected in the field based on the presence of *B. phoenicoïdes* whose distribution is highly correlated with soil moisture in the Crau area (Devaux et al. 1983).

For each of the three agricultural histories involving changes in land use (a disturbance caused by former cultivation and/or a removal of stress caused by water infiltrations), we selected at random three sites using aerial photographs taken between 1945 and 2010 to know where and when cultivations were created and abandoned and where and when irrigated meadows were created (**Table 2.1**).

In addition, for each disturbance regime treatment, we examined vegetation growing both in the presence of bramble or its absence (there was no bramble in the control plots). Thus, we considered a disturbance treatment without bramble (F, I and FI) and a disturbance treatment with bramble (FR = Former cultivation + brambles, IR = Infiltrations + brambles, FIR = Former cultivation + Infiltrations+ brambles). Six disturbance treatments, and a steppe control were studied and each was replicated three times.

Because of the heterogeneity of the steppe vegetation at the scale of the La Crau plain (Devaux et al. 1983), the original steppe vegetation immediately surrounding each site was selected as control. Thus, nine controls were studied in addition to the 18 disturbance treatments.

Sampling of the vegetation and habitat measurements were undertaken on 1m² quadrats. Earlier random sampling on 40 m² quadrats had enabled us to determine that 10 quadrats were sufficient to find more than 90% of the species characteristic of the full range of steppe plants, little or no gain in species being achieved by increased sampling (**Fig. 2.2.**). A total of 270 quadrats were sampled (6 treatments x 10 quadrats x 3 replicates and 9 controls x 10 quadrats).

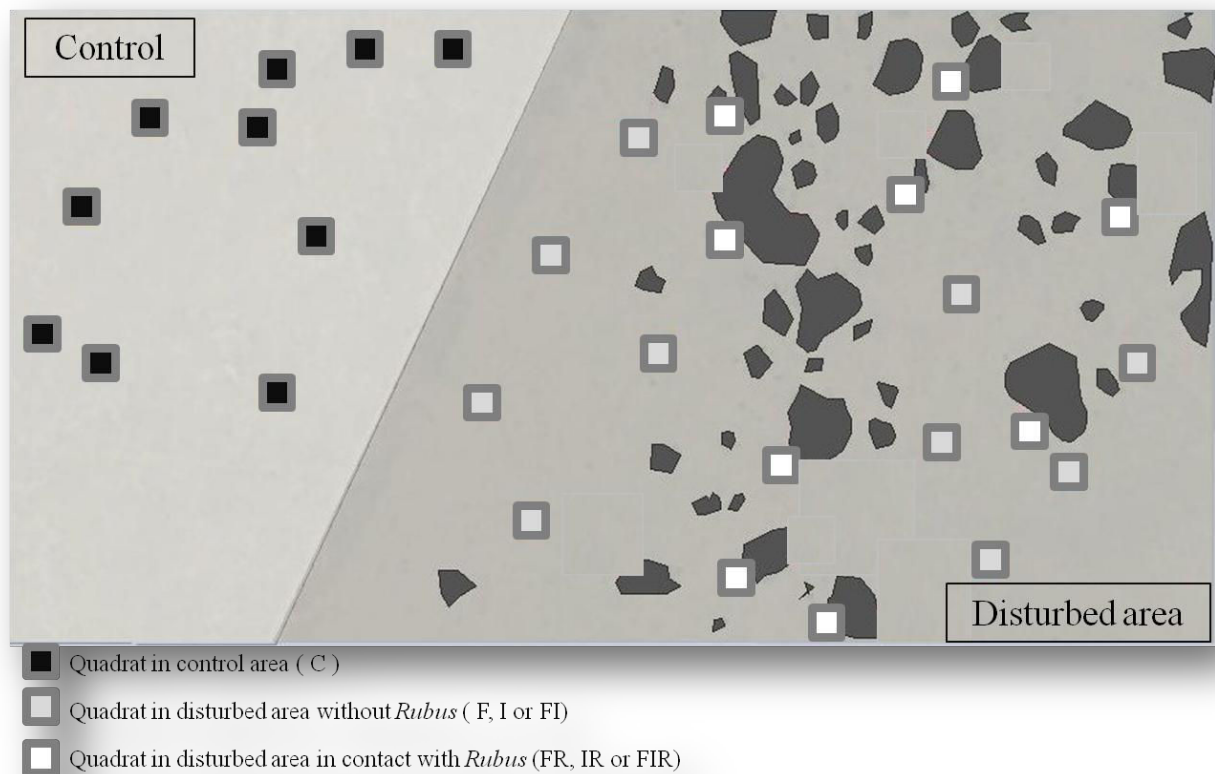


Figure 2. 2 Example of sampling design for one of the nine study sites in La Crau, southeastern France. A total of 30 quadrats were sampled at random for each treatment, ten controls (C), ten disturbed without brambles (Fallow (F), Infiltration (I) and Fallow with Infiltration (FI)) and ten disturbed with brambles (Fallow with brambles (FR), Infiltration with brambles (IR) and Fallow with Infiltration and brambles (FIR)). Dark grey patches represent the bramble shrubs.

In the study sites with bramble (IR, FR, FIR) we positioned the quadrats in the immediate vicinity of bramble thickets at the southwest but not below the bramble thickets, in order to detect the influence of brambles on the herbaceous cover immediately in the surrounding but not beneath the brambles. Under dense bramble thickets, only dead bramble stems, leaves and spikes cover the soil, herbaceous vegetation being virtually eliminated by the ability of brambles to capture roughly 80% of the light (De La Fouchardière 1959).

In each 1m² quadrat, an index of abundance was attributed to all the species recorded: 0.5 for coverage of less than 1%, 1 for coverage between 1 and 5%, 2 for coverage between 5 and 25%, 3 for coverage between 25 and 50%, 4 for coverage between 50 and 75% and 5 for coverage greater than 75%. This study was carried out from April to June 2012 during the peak of plant flowering in southeastern France.

In accordance with Grime's classification (1979), the plant species were differentiated on the basis of their strategy of adaptation to stresses and disturbances. The number of species per category was determined for each of the 6 treatments and the control studied using the BASECO database (Gachet et al. 2005).

1.9.3. Statistical analyses

Treatment data (C, F, FR, FI, FIR, I and IR) were matched with the floristic data recorded on 270 quadrats using a Canonical Correspondence Analysis (CCA) (TerBraak 1986), using treatment to constrained variable and sites to conditional variable, with R package Vegan (Oksanen 2011). Floristic data are species occurrences on quadrats, they represent some binary variables which were not transformed. The aim of the CCA was to explain floristic variations in samples by the different treatments. We tested significance of the overall CCA ordination with a permutation procedure using the permute function on the R package Vegan (Oksanen 2011).

In order to group the sites according to similarity of plant composition, we carried out an agglomerative hierarchical clustering using the complete-link method, based on Euclidian distance.

Plant species richness was measured for each treatment by counting the total number of taxa present within each 1m² quadrat. Statistical analyses were realized only on the species, which have been identified at the species level. Plant diversity was calculated using the Shannon index H' and Evenness (E) and compared between the different treatments. These indices were also compared between quadrats with or without the presence or absence of *B. phœnicoides*, the species used as an indicator for the presence of water infiltrations.

Similarity of composition of the different plant communities between treatments (F, FR, FI, FIR, I et IR) and the control (C) was calculated by means of the Jaccard index. On each site, Jaccard index was calculated between one quadrat and controls found in the neighborhood (n=10) and mean Jaccard indices were calculated for all treatments (n=10). A Jaccard index for the controls on a same site was also measured by comparing their composition. Therefore, we have compared the mean indices of each treatment to the mean indices for controls. Ecological strategies (CRS) were determined and the functional diversity based on this trait was compared between each treatment.

Data normality was tested by means of the Shapiro-Wilk test. To access differences in species richness, evenness, Jaccard index and adaptative strategies of species (response variables) between treatments, we used a linear mixed effect model with the lmer function, R package lme4 (Bates & Sarkar 2007), treating sites as random effects and treatments as fixed effects. A multiple comparison like a post-hoc test was then performed using the glht function with the Tukey test with R package Multcomp (Bretz et al. 2010).

The statistical analyses were performed using the software R (R Development Core Team, 2008).

1.10. Results

We identified two hundred and ten taxa: 198 species, 11 genera and one family. 26 taxa were common to all treatments and 25 species were characteristic of controls. Two species were only found in the F treatments (*Campanula erinus* and *Helianthemum salicifolium*), four were only found in the FR treatments (*Carex divulsa*, *Celtis australis*, *Prunus* sp. and *Tragopogon porrifolius* L. subsp. *Australis*), seven in the FIR treatment, nine in the IR treatment, 12 in the I treatment (including *Convolvulus lineatus* and *Myosurus minimum*, two wetland species protected in south-eastern France). No species were found only in the FI treatment (Table 2.3. and S.2.1).

Table 2. 2 Number of taxa per treatment and number of taxa only found in each of the six different treatments and the control. **C:** Control; **F:** Fallow; **FR:** Fallow and brambles; **FI:**

Fallow; **FIR**: Fallow with Infiltration and brambles; **I**: Infiltration; **IR**: Infiltration with brambles in La Crau steppe, southeastern France.

Treatment	Number of taxa/Treatment	Number of taxa only found on each treatment
C	137	25
F	94	2
FR	96	4
FI	95	0
FIR	85	7
I	102	12
IR	90	9

Concerning plant composition and distribution, axis one of the CCA (20.5% of the inertia) discriminated the quadrats according to the presence of brambles (**Fig.2.3**). Axis two (6.4% of the inertia) discriminated the quadrats where *Brachypodium phoenicoïdes* was present from all the other quadrats. This axis also discriminated treatments under water influence (I, IR, FIR, and FI) with *B. phoenicoïdes* from other treatments. These control quadrats were characterized by typical steppe species such as *Brachypodium retusum*, *Bromus hordeaceus* and *Euphorbia cyparissias*. The quadrats in treatment F were characterized by species such as *Dactylis glomerata* or *Crepis sancta* and were weakly discriminated on this axis. Axis One thus discriminated plots in the controls from the quadrats on the basis of the presence of bramble, regardless of whether they were situated on fallow lands, in areas exposed to water infiltration or in the two treatments combined. Axis Two discriminated those extensively covered by *B. phoenicoïdes*, a species occurring in plots exposed to lateral water infiltration, regardless of whether situated on fallow areas.

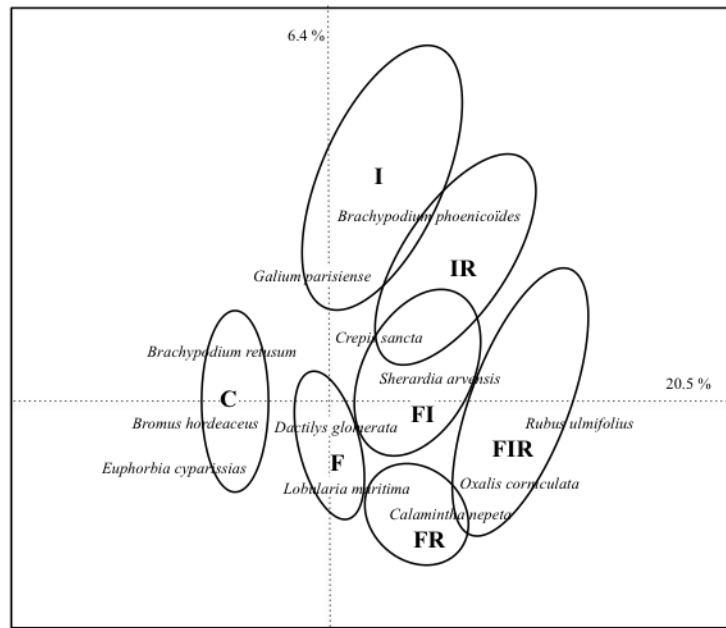


Figure 2.3 Species-treatment biplot, presenting the results of the Canonical Correspondence Analysis (CCA). Only species with a high contribution to axis 1 and 2 have been coded. **C**: Control; **F**: Fallow; **FR**: Fallow and brambles; **FI**: Fallow with Infiltration; **FIR**: Fallow with Infiltration and brambles; **I**: Infiltration; **IR**: Infiltration with brambles; in nine sites on the La Crau plain in south-eastern France.

The descending hierarchical classification (**Fig.2.4.**) distinguished three groups. One group consisted of the control (C) and fallow (F) treatments; however, all the control quadrats were closer to each other than the F treatment quadrats were. The second group consisted of the treatments with infiltrations, FI and I. The third group consisted of the quadrats with brambles, namely the FR, FIR and IR treatments, the FR treatment being distinguished from the FIR and IR treatments.

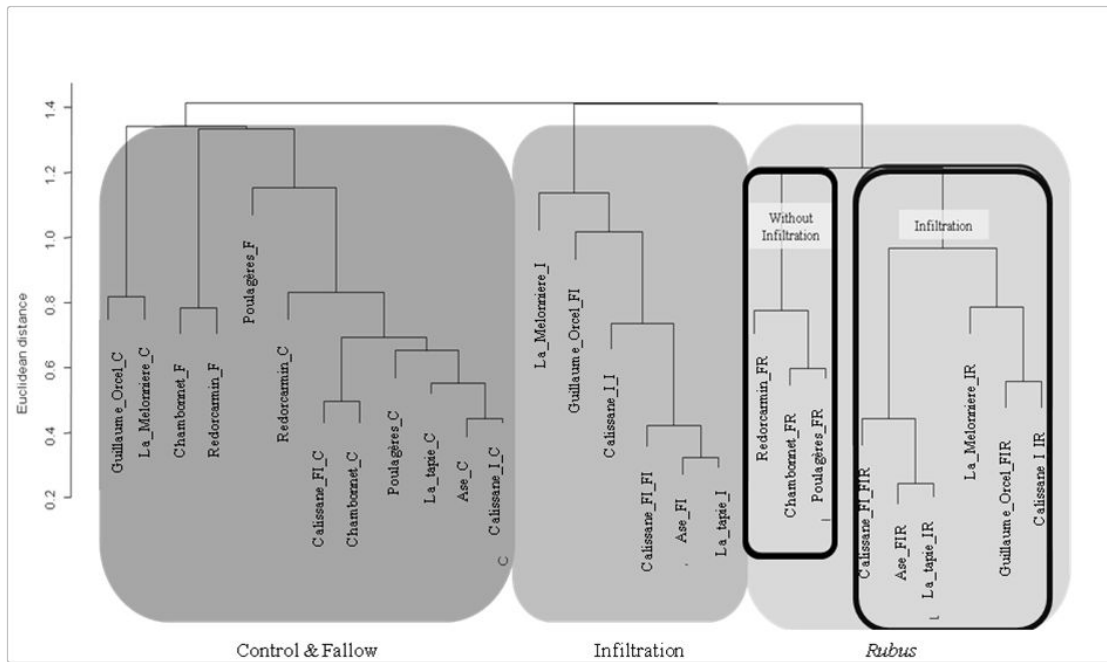


Figure 2. 4 Similarity dendrogram realized on the 27 groups of 1m² quadrats (3 sites x 3 replicates x 3 treatments). C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles; in nine sites on the La Crau plain in southeastern France. Euclidean distance was used to study the similarity.

Species richness per m² was significantly higher in the steppe control treatments (Mean \pm SEM; 24 ± 0.77 , p-value < 0.001, **Fig.2.5**) than in all the other treatments with and without brambles. Species richness of the quadrats situated within the formerly cultivated plots and/or those exposed to lateral water infiltration (F, I and FI) was thus significantly lower than those of the steppe control quadrats. This was also true for the quadrats situated in the vicinity of the brambles (FR, IR and FIR). Moreover, the overall difference between disturbed treatments with or without brambles (F, I, FI and FR, IR and FIR) was significant. The sites with lateral water infiltrations (I and IR and FIR) generally had the lowest species richness (respectively, 14 ± 0.99 in I, lower than 12 ± 1.31 in FIR and 12 ± 1.00 , p-value < 0.001 compared to C) (**Table 2.3.**).

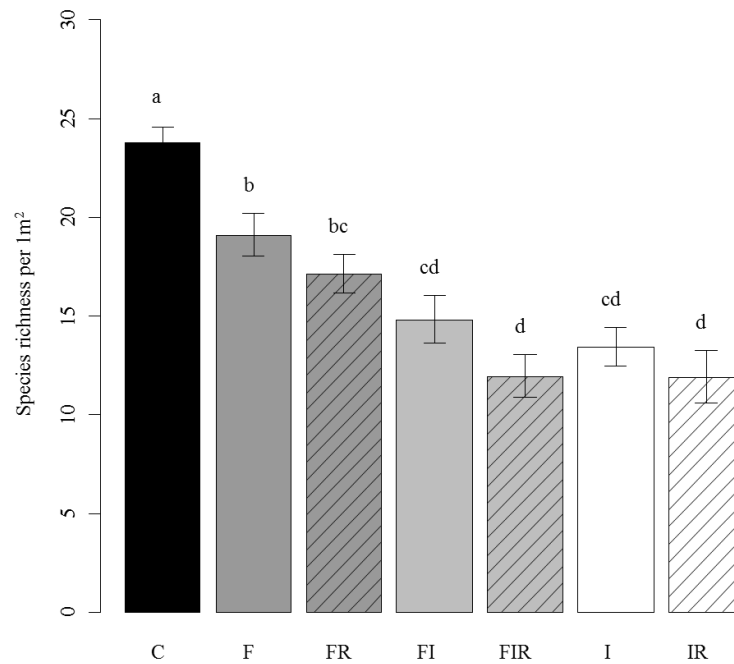


Figure 2. 5 Average species richness (1m²) measured in the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, southeastern France ($\chi^2=142.31$, df =6, p-value < 0.001). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different.

Table 2. 3 Results of a multiple comparison (post-hoc) performed using the glht function with the Tukey on a mixed model which has tested the effect of 1) perturbation; 2) presence of brambles and 3) perturbation and brambles on species richness. Sites were used as random effect.

	z value	p value
Controls and disturbed treatments	-9.725	***
Controls and disturbed treatments with brambles	-12.291	***
Disturbed treatments with or without brambles	-2.566	***

The quadrats with a high *B. phænicoides* cover showed significantly lower evenness than the quadrats without *B. phænicoides* (respectively, $E = 0.54 \pm 0.15$ and $E = 0.69 \pm 0.10$, p -value < 0.001).

The Jaccard index comparing the control (steppe) plots ($J = 0.39 \pm 0.07$) was significantly higher than the Jaccard indices comparing these controls plots to all the other treatments. Only the index measured in F treatments showed a significantly higher value ($J = 0.198 \pm 0.063$) than in all the other treatments (**Fig.2.6** and **Table 2.2**).

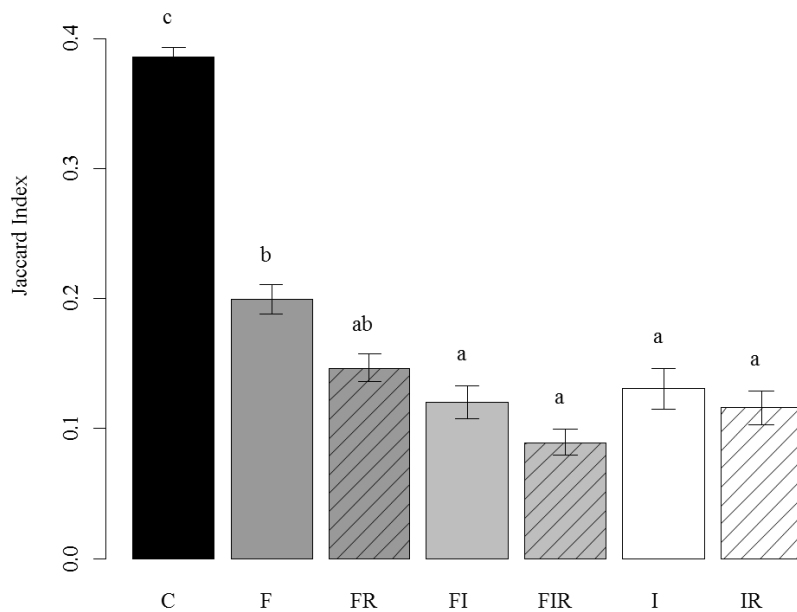


Figure 2. 6 Jaccard Index measured in the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, southeastern France ($\chi^2=413.72$, $df = 6$, p -value < 0.001). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different.

The stress-tolerant species were significantly more frequent in the controls than in the other quadrats ($\chi^2=116.9$, $df = 6$, p -value < 0.001 , **Fig.2.7**), with the lowest proportions in I, FI and IR. In contrast, the competitive species were more important in IR and poorly represented in C and F ($\chi^2=105.56$, $df = 6$, p -value < 0.001 , **Fig.2.7**). The ruderal species significantly dominated in F, FIR and the control ($\chi^2=81.99$, $df = 6$, p -value < 0.001 , **Fig.2.7**).

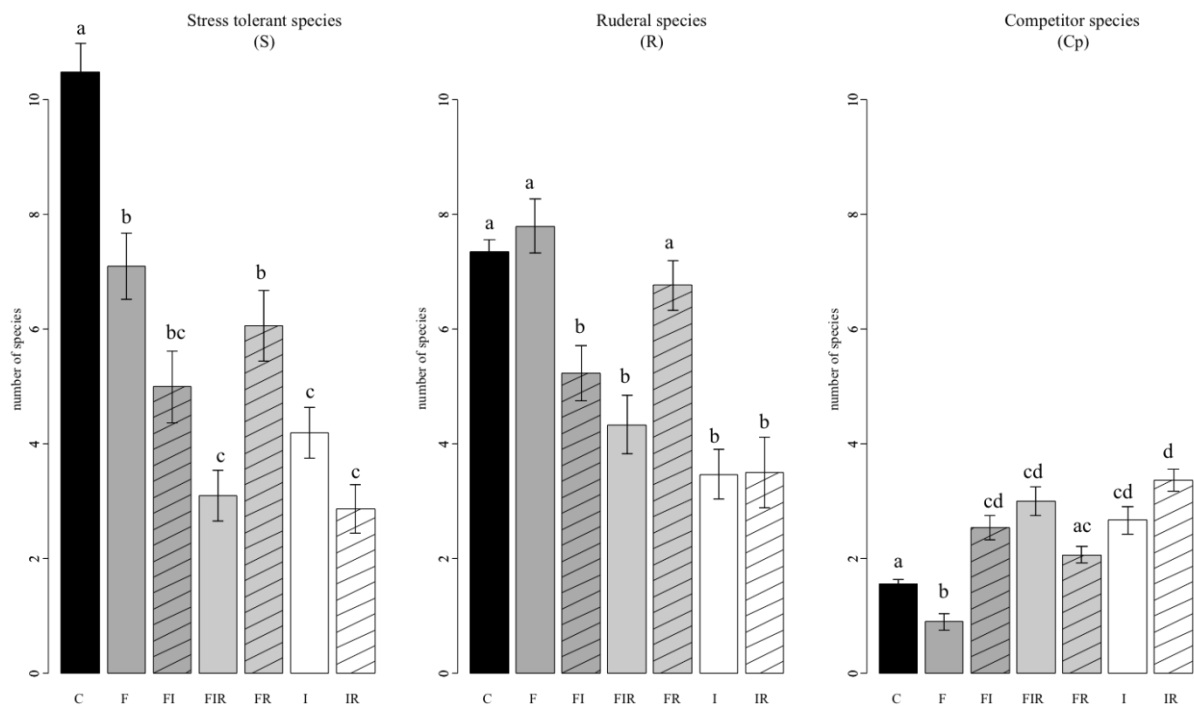


Figure 2. 7 Functional species richness based on CSR strategies (Grime 1979) for the six different treatments and the control. C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and brambles; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and brambles; I: Infiltration; IR: Infiltration with brambles in the La Crau steppe, south-eastern France (Stress Tolerant species: $\chi^2=116.9$, $df=6$, $p\text{-value} < 0.001$; Competitor species: $\chi^2=105.56$, $df=6$, $p\text{-value} < 0.001$; Ruderal species: $\chi^2=81.99$, $df=6$, $p\text{-value} < 0.001$). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different.

1.11. Discussion

The aim of this study was to determine whether it was disturbance regimes (former cultivation) or water stress removal that had most impacted the composition, species richness, diversity and successional dynamics (colonization by bramble) of a Mediterranean steppe plant community. Like many Mediterranean grasslands, the vegetation of La Crau has high species richness, with an average of 24 species per 1m^2 ; this is comparable with grasslands like Spanish “Dehesa”, where species richness reaches 58.8 ± 5.2 species per 100m^2 and 49.3 ± 3.6 species per 100m^2 when grazing has been abandoned (Peco et al. 2005). The steppe-type vegetation of La Crau is also very different from that of plots impacted by

cultivation or by the removal of water stress (Lavorel 1999). Here, the steppe plant community is dominated by species such as *Brachypodium retusum*, *Aira cupaniana*, *Euphorbia exigua*, *Euphorbia. seguieriana* or *Stipa capillata*, all fairly stress-tolerant according to the criteria defined by Grime (1979). As already shown in previous studies (Römermann et al. 2005; Jaunatre et al. 2012), when this ecosystem undergoes cultivation disturbances, the subsequent vegetation colonizing the fallow land undergoes changes both in species richness and in composition, evenness or functional diversity, with a significant decrease in stress-tolerant species in the fallow cultivated areas. Here, the plots with a history of cultivation were characterized by ruderal species such as *Diplotaxis tenuifolia*, *Hordeum murinum*, *Lobularia maritima* or *Rostraria cristata*. This low resilience of steppe vegetation after a phase of cultivation has been already explained by the poor dispersal and colonization abilities of the typical steppe species, in particular *B. retusum* (Buisson et al. 2006), as well as the absence of a permanent seed bank for these species within the formerly cultivated sites (Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006). In La Crau steppe, even 150 years after cessation of cultivation and restoration of traditional grazing, *B. retusum* and other typical species of the plain have still not re-colonized the fallow cultivated land (Jaunatre 2012). This type of failure by the dominant species to re-colonize has previously been observed in comparable ecosystems. For example, in a steppe in the northern United States, poor dispersal ability of seeds of the dominant species *Bouteloua gracilis*, coupled with soil texture, have been shown to have a major restrictive impact on recruitment, thus limiting re-colonization after disturbance (Coffin & Lauenroth 1994). On Californian coastal prairies, classified as Mediterranean grasslands, the impact of disturbance is still observable 40 years after cereal cultivation: with an enriched soil, the development of invasive species is favoured, at the expense of typical species with a low seed bank (Buisson 2006). This poor resilience of the steppe community may be further explained by soil residues from the cultivation phase (e.g. increased soil concentrations of macro-elements such as nitrogen, phosphorus, potassium) which have persisted for more than a hundred years, favouring ruderal species with their rapid growth strategies at the expense of stress-tolerant species (Römermann et al. 2005; Forey & Dutoit 2012).

Our results suggest, however, that water infiltrations, whether they occur in fallow cultivated land or on original steppe vegetation, have a considerably greater impact on the

plant communities in ecosystems subjected to high water stress, in particular steppe ecosystems. In dry grasslands, competition should be less important, since water stress controls plant growth and drought lead to slow successional processes (Aronson et al. 1993). Removing water stress in La Crau resulted both in changes in composition (homogenization) and in a decline in species richness and evenness, which were higher than the impacts of previous cultivation periods. Nevertheless, from a conservation point of view the unexpected presence of wetland species rare in southeastern France, such as *Convolvulus lineatus* L. and *Myosurus minimus* L. (MNHN, 2013) must be underline. These presence needs to be taken into consideration before undertaking any operations aimed at scrub clearing or re-induction of water stress.

Water availability was found here to favour competitor species, inducing a reduction in the proportion of stress-tolerant steppe species. This competitiveness can be explained in particular by the more rapid uptake of soil mineral resources and light by plants with more highly developed root and aerial systems (Domènech & Vilà 2008). The stress-tolerant species were in this case replaced by *B. phænicoides*, a perennial tussock grass native to the Mediterranean region, which possesses high cover capacity. *B. phænicoides* forms dense communities on open habitats (grasslands, pastures or abandoned cultivated fields) (Domènech & Vilà 2008) and has been shown in several studies to play an important role in plant successions in pastures: after its establishment during the primary stage of the succession, *B. phænicoides* allows the recruitment of other species such as *Festuca arundinacea* (Bolòs & Vigo 2001; Domènech & Vilà 2008). Nevertheless, despite this facilitating role during the recruitment phase, *B. phænicoides* is also known to be a strong competitor slowing the recruitment of numerous species as was shown by Tonioli et al. (2001) for *Quercus pubescens*. In our study, the presence of *B. phænicoides* significantly reduced plant community evenness and in the absence of *B. phænicoides*, the plant community subject to water infiltration showed a composition close to those of the former cultivated fields and the control steppe. Thus, water stress removal does not only impact directly individual species, but it also alters the structure of the community by enabling the establishment of more competitive and dominant species. Similar results have already been reported for the Mediterranean grasslands of Spain, where the removal of water stress and greater availability of nutrients altered the size of individuals. The species were dense in productive areas (with

high biomass productivity) and in contrast, smaller in the least productive areas (Fernández-Alés et al. 1993). The abundance of steppe species would thus appear to be negatively correlated with the presence of competitive dominant species. These results on plant composition and structure confirm that water stress is indeed one of the main filters that explain the richness and the diversity of the herbaceous plant communities of the Mediterranean rangelands (Fernández Alés et al. 1993).

With regard to the successional dynamics of these herbaceous plant communities following the water stress removal or cultivation phases, the presence of bramble combined with maintained sheep grazing did not significantly impact plant species richness in the immediate vicinity of bramble thickets, but it did impact botanical composition. Some common steppe species such as *Anagallis arvensis*, *Botriochloa ischaemum*, *Bromus hordeaceus* and *Calamintha nepeta* were absent in the vicinity of bramble thickets. Thus, the facilitator role expected of bramble around the plot edges was only confirmed for a few species such as *Galium parisiense* or *Oxalis corniculata*, which were more abundant and better developed under bramble stems than in any other situations (**Table 2.1**). Nevertheless, when overall species richness alone is considered, neither a direct nor an indirect facilitation role can be attributed to bramble with regard to habitat changes or protection against grazing.

Future work should examine at landscape scale the potential influence of bramble on herbaceous vegetation and seek to predict consequences: these could be *in fine* an increase in the shrub stratum and the total disappearance of the herbaceous stratum. However, this spatial dynamics should be constrained and somewhat limited in the plain of La Crau by the persistence of itinerant sheep grazing, which has been demonstrated to prevent brambles from covering the whole herbaceous surface area (Reyneri et al. 1994).

The former cultivation phase, although it significantly modifies the composition, richness and diversity of the original steppe vegetation, does not lead to the establishment of competitor species, favouring instead ruderal species (seed bank species, stimulated by the cultivation phase (Dutoit & Alard 1995). Their high density when there are water infiltrations may have the same effect as cover by a competitive and potentially dominant species. In both cases, changes in land use have altered plant successions, allowing colonization by brambles

which can itself, by indirect facilitation, favour the colonization of other ligneous species (*Pinus halepensis* *Quercus ilex*, *Fraxinus angustifolia* etc.) and in due course the potential development of ligneous formations in the absence of wildfires and of the traditional sheep grazing (Wehrlen 1985). Colonization by brambles is thus a secondary consequence of changes in land use.

Our results show that water infiltration has a greater impact on the floristic composition, species richness and diversity of the steppe. Thus, in the plain of La Crau, while there are currently 1500 ha covered by cultivated fallow lands, more than 300 ha are also subject to the impact of water infiltration coming from neighbouring irrigated meadows or caused by the poor maintenance of irrigation channels (Devaux et al. 1983). In order to determine how the re-introduction of water stress might enable the vegetation to return to its initial pathway (not all the competitor species exhibit features that would enable them to survive in a stressed environment), it would be of great interest for the ecological restoration of the steppe plant community to test the consequences of drying out plots via drains or ditches at the edges of irrigated plots or via channel renovation. The resilience of the community that had thus been dried out might then be greater than where there are disturbances linked to former cultivated fallow lands (where soils have been reworked, altered and fertilized). This process could nonetheless be slowed by the presence of silt deposited during phases of infiltration that have enhanced the soil fertility of the plots.

Bramble does not appear to have a major impact on the steppe plant community as long as traditional sheep grazing is maintained: the traditional extensive grazing system is known to limit the spread of shrub species (Carmel & Kadmon 1999). To eradicate bramble thickets, restoration techniques involving annual clearing of the undergrowth and grazing might be a feasible but costly solution (McGregor 1996). In this case, it is essential to take into account the environment surrounding the plot subjected to this colonization. If it is integrated within an agricultural landscape matrix, water infiltrations need to be stopped. Preventing water infiltrations would facilitate clearing and grazing operations to control the brambles, as well as ensuring more rapid recovery of the stress-tolerant annual species typical of the steppe.

1.12. Conclusion

On the steppe of la Crau, cultivation or water infiltration significantly affected species richness and plant composition. Due to its low resilience, the herbaceous community is unable to return to the reference state, in this case the undisturbed steppe plant community (Aronson *et al.* 1995). Our results show that water stress removal is more damaging than a former cultivation phase disturbance or colonization by a colonizing scrub species. Because of the water stress removal, the availability of water has led to the spread of more competitive species, such as *B. phænicoides*, at the expense of the stress-tolerant species typical of the steppe. Although the presence of brambles at community scale has a lower impact than infiltrations, at a larger scale, across the landscape, it might have a higher effect. It might lead to the closing-off of the environment, to the disappearance of the herbaceous stratum and thus of the unique steppe vegetation if traditional sheep grazing is totally abandoned. For conservation purposes, it is necessary to find efficient ways to prevent the removal of water stress due to poor water management. In addition, a better understanding of bramble dynamics is needed in order to establish priorities and to apply relevant restoration techniques in the plain of La Crau and more generally in the rangelands encountered throughout the Mediterranean basin.

Transition vers la partie II

L'objectif de cette première partie était de déterminer les causes et les conséquences du phénomène d'envahissement de la plaine de la Crau par la ronce, notamment les conditions limitantes dans lesquelles les processus écologiques se déroulent à l'échelle du paysage (**Chapitre 1**) et de caractériser ses conséquences au niveau de la communauté végétale (**Chapitre 2**).

Bien que la fragmentation des habitats favorise l'invasibilité des communautés végétales, en réduisant leurs superficies, en les isolant et en dégradant la qualité écologique des fragments rémanents (Forman & Godron 1986; Hobbs 2000), la dynamique d'envahissement de la plaine de la Crau par la ronce n'apparaît pas favorisée par l'augmentation de l'hétérogénéité paysagère voisine des parcelles étudiées entre 1992 et 2008. Néanmoins, des changements dans la composition de la matrice paysagère (augmentation des surfaces irriguées) sont bien corrélés à ce phénomène (**Chapitre 1**). De plus, dans le **Chapitre 2**, nous avons pu mesurer que la présence d'infiltrations hydriques, avait ainsi un rôle plus défavorable sur la richesse et la diversité de la communauté végétale steppique que l'existence d'une ancienne phase culturale. Outre le fait que ces infiltrations favorisent la dynamique de la ronce (**Chapitre 1**), elles entraînent aussi la croissance d'espèces végétales compétitrices telles que le brachypode de phénicie, *B. phænicoïdes*. La présence de cette espèce fait alors diminuer significativement l'équitabilité de la communauté végétale.

Dans le contexte de la plaine de la Crau, les objectifs de gestion (Wolff 2010) nécessitent la mise en place de moyens pour conserver une végétation rase propice entre autre à accueillir les peuplements d'oiseaux steppiques caractéristiques de la plaine. La mise en place d'expérimentations *in situ* apparaît donc nécessaire pour tester les techniques envisageables aussi bien économiquement qu'écologiquement sur certains des sites dans le but éventuel de restaurer les parcelles de steppe envahies. Dans la **partie II**, sont donc exposés après trois années d'applications les résultats de ces expérimentations. Ils concernent les réponses de la communauté végétale steppique (**chapitre 3**) suite à l'action du pâturage, du débroussaillage

et/ou du drainage du sol. Le dernier chapitre (**chapitre 4**) s'intéresse à l'impact de ces traitements sur des traits morphologiques et éco-physiologiques de la ronce.



Figure TD. 3. Débroussaillage du Coussoul d'Ase en novembre 2010.

Source : Dutoit Thierry , CNRS/IMBE

Partie II

Premiers résultats d'opérations de restauration écologique pour contrôler l'expansion de *R.ulmifolius* dans la plaine de la Crau

Using shrub-clearing, draining and herbivory
to control bramble (*Rubus ulmifolius* Schott)
for the conservation of a Mediterranean dry
grassland (La Crau, south-eastern France)

Solène Masson, François Mesléard & Thierry Dutoit

Article soumis à la revue *Environmental Management*

Résultats préliminaires publiés en français suite aux actes du colloque EcoVeg9 dans la revue

Acta Botanica Gallica : Botany Letters

(Juin 2014, 161 (3), pp. 261-275) (Appendix S.3.)

1.13. Abstract

For centuries, the dry grassland of the plain of La Crau (south-eastern France) has been subjected to numerous disturbances resulting in the destruction and the fragmentation of this emblematic rangeland ecosystem of the Mediterranean. Today, this ecosystem is facing a new threat from a proliferating native species, the bramble (*Rubus ulmifolius* Schott), which preferentially colonizes areas that were formerly cultivated and / or exposed to water infiltration. To identify a strategy for effective control of this colonization, *in situ* experiments testing disturbance regimes (shrub clearing and / or mixed grazing by sheep and goats) combined with the control of access to water resources (with or without drainage trenches) were undertaken between 2010 and 2013. Only clearing and grazing combined over 3 years led to significant changes in vegetation height and bramble cover as well as modifications in the floristic composition, diversity, similarity and richness of the plant community. Neither a clearing operation carried out in 2010 alone, nor grazing alone, reduced bramble cover, and neither treatment increased the species richness of the plant community. Similarly, digging drainage trenches had no significant impact either on the plant community or on bramble cover. Our study suggests that only annual mechanical clearing coupled with sheep grazing can significantly reduce bramble cover. This combined restoration treatment needs to be applied for at least three consecutive years to induce significant changes and enable this ecosystem to return to the dry grassland succession.

1.14. Introduction

Grasslands represent more than 50 million km² of the terrestrial surface area (Gibson 2009). Disturbance regimes, most often related to human activities, play a major determining role in the formation, the maintenance and the distribution of grassland plant communities (Odum 1969; Connell & Slatyer 1977; Palmer et al. 1997; Van der Maarel 2005). Changes in land uses may have a severe impact (Saunders et al. 1991; Poschlod & Wallis De Vries 2002; Walker et al. 2004; Fargione et al. 2009) on these ecosystems, either directly (by cultivation, fragmentation, alteration of grazing pressure) or indirectly (by favoring the colonization of undesirable species), with dramatic consequences for diversity, both plant and animal (Willems 2001).

This is particularly true of the Mediterranean rangeland ecosystems, which have been subjected to major land use changes (abandonment, cultivation, etc.) over the past two centuries (Groves & Di Castri 1991; Pausas & Vallejo 1999; Blondel et al. 2010). Although they only represent 1.6% of the terrestrial surface area, dry grasslands nevertheless host more than 10% of the species richness (Médail & Quézel 1997). Disturbances such as extensive sheep grazing, prairie fires (Henry et al. 2010) and environmental stress (trophic stress) are the major factors modifying the plant distribution of these grasslands (Le Houérou 1981; Peco et al. 2006; Dutoit et al. 2013). Such disturbances have led to broad spatial and temporal heterogeneity.

The plain of La Crau, situated in south-eastern France (Bouches-du-Rhône), possesses an ecosystem typical of Mediterranean dry grasslands (Buisson et al. 2009). Interactions between age-old grazing practices, the Mediterranean climate and an oligotrophic soil covered in stones have given rise to a particular plant community (Devaux et al. 1983; Dutoit et al. 2013). While it is known as “the steppe of La Crau or Coussouls”, climatic conditions and other factors such as itinerant sheep grazing dating back several thousand years make it more like a sub-steppe (Devaux et al. 1983; Henry et al. 2010; Jaunatre 2012).

In the course of its history, like many Mediterranean dry grasslands, the plain of La Crau has undergone numerous disturbances and degradations. From the 16th century, the development of an irrigation system in the northern part of the plain led to the transformation of more than 10 000 ha of the dry grassland into irrigated hay meadows (Buisson & Dutoit 2006; Dutoit et al. 2013). Its exploitation intensified from the 19th century

on, with the industrial revolution. A large part of the surface area of the plain (around 36 000 ha) (Cheylan 1998; Gaignard 2003) was then transformed into arable land for the cultivation of cereals and vegetable crops. Industrial and military activities also contributed to the fragmentation of the plain (Deverre 1996), reducing the original area from more than 50 000 ha to 11 500 ha divided into different fragments of variable size within a heterogeneous landscape matrix (Gaignard 2003; Buisson & Dutoit 2006).

Over the past three decades, these changes in land use coupled with poor management of the irrigation network have given rise to the spontaneous colonization of the steppe by an apophyte species, the elm-leaf bramble, *Rubus ulmifolius* Schoot. Occurring in the Mediterranean basin, its presence in the dry grassland ecosystem is generally limited to the numerous piles of stones created during the Second World War to prevent planes from landing. These piles of stones, used as perches by the avifauna, constitute favorable habitats for the recruitment and development of ornithocorous plant species such as brambles (Jordano 1984). They provide relatively wet conditions while protecting young shoots against grazing by sheep and goats.

The bramble possesses a strong capacity for reproduction, dispersion and use of resources (light, water, mineral elements). A recent study (Masson et al. in press) showed that lifting xeric stress related to infiltrations caused by neighboring irrigated meadows not only had a major impact on the plant community (in terms of composition, specific richness and diversity) but also favored colonization of the environment by the bramble. This colonization has given rise to alterations in the herbaceous cover, in particular a decline in the contribution of certain species characteristic of the dry grassland. Numerous studies have already shown that it is generally difficult to control the spread of brambles (Pennycook 1998). Nevertheless, clearing and grazing can limit its colonization, even though they cannot completely eradicate it (Wehrle 1985; Reynéri et al. 1994; McDowell & Turner 2002).

The aim of this study was to test the impact on brambles (cover, height) and on the vegetation colonized by brambles (composition, richness, diversity, similarity), using: 1) mechanical clearing and/or 2) draining of the plots and/or 3) a return to mixed sheep and goat grazing in order to limit the spread of this species. The purpose is thus to restore the vegetation dynamic to a successional trajectory that would eventually allow the return of vegetation characteristic of the reference dry grassland ecosystem before the changes in

land use (phase of cultivation and/or water infiltration) and the concomitant colonization by the bramble.

1.15. Materials and methods

1.15.1. Study site: “Coussoul d’Ase” in the plain of La Crau

Situated in south-eastern France (Bouches-du-Rhône, $4^{\circ}52'00.84''\text{E}$ - $43^{\circ}33'25.97''\text{N}$, **Fig.3.1**), the plain of La Crau constitutes the former alluvial fan of the river Durance. In the course of its changes in trajectory, the Durance washed down large quantities of materials, torn from the rocks of the alpine massifs, leaving La Crau today covered by stones over 40 to 70% of its surface area. The soil is of the truncated and shallow Fersialtic leptic type (Référentiel Pédologique 2008). A conglomerate composed of stones bonded together by the limestone in the runoff waters, at a depth of 40-70 cm, renders the groundwater inaccessible to plants.

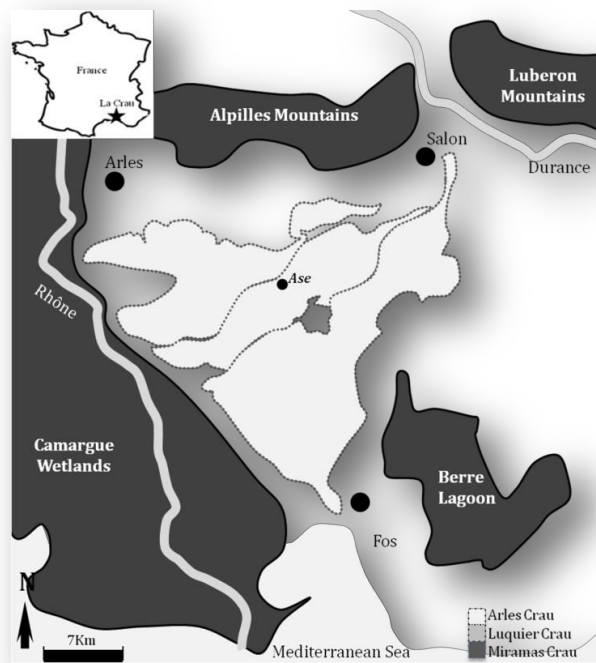


Figure 3. 1 Study site “Coussoul d’Ase” in France and in La Crau plain (south-eastern France).

Exposed to the Mediterranean climate characterized by dry summers and temperate, wet winters (mean annual precipitation 540 mm), with overall sunshine 3 000 h/year and a dominant north-westerly wind at more than 50km/h for more than 110 days/year (Devaux et al. 1983), La Crau has for centuries been used for extensive sheep grazing. Traces of pasturage dating back to the Neolithic age are evidence that sheep grazed here as long ago as 6 000 years BP (Leveau 2004; Henry et al. 2010).

The joint effects of sheep herding, the Mediterranean climate and the oligotrophic soil explain the dry grassland plant community (Devaux et al. 1983; Molinier & Talon 1950). Composed more than 50% of annual plants, this community is dominated by *Asphodelus ayardii*, *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*, or *Stipa capillata* and presents one of the highest levels of plant species richness in the region (Devaux et al. 1983; Buisson & Dutoit 2006).

Over the past decades, changes in human activities have promoted native colonizing species such as the elm-leaf bramble, *R. ulmifolius* (Jordano 1984). This is especially noticeable at the “Coussoul d’Ase”(4°48'40,39"E-43°38'27,15"N) (**Fig.3.1**). This 64 ha plot has, since 1971, been bordered to the north and to the west by hay meadows. To the south and to the east, intensively farmed peach orchards were planted in 1978. In 1979, 30 hectares of the “Coussoul d’Ase” were also plowed. Today, brambles cover a total of 27.3 ha (**Fig. 3.2**).

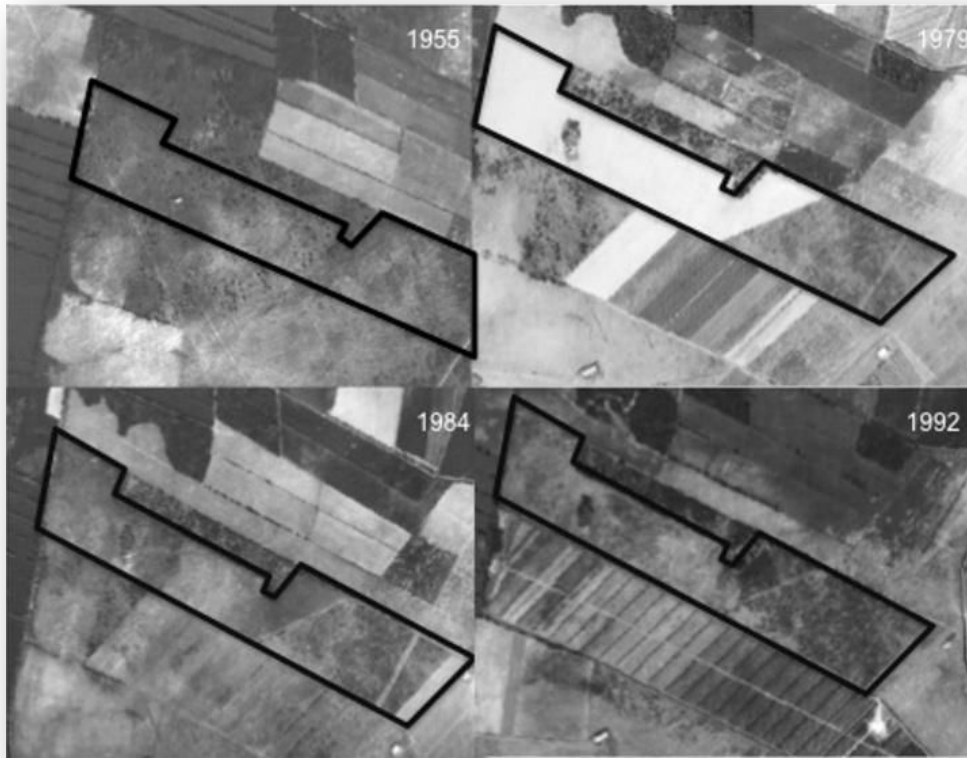


Figure 3. 2 Aerial photographs of the “Coussoul d’Ase” study site in La Crau (south-eastern France) showing the 30 ha plowed in 1979 and the abandonment since 1984 of the formerly cultivated plot, which has been colonized by bramble since that period (Base IGN, 1955: 1/20000^e; 1979 & 1982: 1/30000^e; 1992: 1/20000^e, Modified Scales).

The irrigation of the adjacent hay meadows by submersion every 10 days from March to October entails water infiltrations in the north-western part of the site. These infiltrations have given rise in this area to the growth of vegetation dominated by *Brachypodium phoenicoïdes*, while the plowing carried out in 1979 led to the growth of communities dominated by ruderal species such as *Bromus hordeaceus*, *Melica ciliata*, *Calamentha nepeta* or *Lobularia maritima*. Because it combines the effects of former plowing and / or water infiltration with the presence of an area of original steppe (34 ha in the south-western part of the site), this site was chosen to test the effectiveness of different restoration treatments (Fig.3.2).

1.15.2. *Biological model: the bramble Rubus ulmifolius* Schott.

The sub-genus *Rubus* (*Rosaceae*) constitutes the most complex group with 1 000 to 2 000 species (Wehrle 1985). The bramble is often defined as being an aggregate of several species (*Rubus fruticosus* L. agg.).

The various studies referring to this genus agree that the species present at La Crau is the elm-leaf bramble (Devaux et al. 1983; Römermann et al. 2005). *R. ulmifolius* is one of the 4 species of the genus capable of normal sexual reproduction. The characteristics of this species have been extensively described (Montaldo 2000; Mazzolari et al. 2011). *R. ulmifolius* belongs to the sarmentous shrub species, which form impenetrable thorny brakes (Mazzolari et al. 2011). Only its root system, composed of a vertical growth root and numerous secondary roots, is perennial.

The development of the stems is biannual. Stems emerge each spring and their growth is rapid. During the first year they grow in an arc which, when it touches the soil in autumn, penetrates and produces a bud from which a new stem will emerge the following spring. The axillary stems of the second year produce inflorescence, flowering during the summer and bearing fruit (blackberries) in the form of an agglomerate of fleshy segments all containing a seed. Germination takes place in spring. The bramble is a zoochorous species, i.e. intensively consumed by birds and mammals (Jordano 1984). Although seed production is high, the rate of germination of the first year's seeds is low (Montaldo 2000). Nevertheless, a large number of seeds remain viable in the soil for several years (permanent seed bank). The end of dormancy is associated with disturbances (increase in light and temperature). Then young brambles enter their arched growth phase and rapidly acquire a large number of leaves, covering neighboring species.

Brambles form networks of clones from the same perennial stem and develop on a variety of soils with a preference for warm environments (thermophile species, Mediterranean-Atlantic region). Although the mature plants do not have strong light requirements, a preference for open environments with a lot of light has been observed (Wehrle 1985).

The extensive root system enables the plant to regulate its water needs. The bramble adapts to drought via its capacity to maintain strong stomatal conductance, low water resistance, strong transpiration and strong water potential during xeric stress (McDowell & Turner 2002). The highly palatable bramble seeds are consumed by sheep and goats but, like other shrub species, bramble survival may be facilitative, protecting species palatable for grazing and serving as shelter for small rodents (Elhers & Thompson 2004; McDowell & Turner 2002).

1.15.3. *Experimental design*

In order to contain bramble cover, 3 treatments in 2 modes (presence/absence) were tested: grazing (G: Grazing & NG: No Grazing), clearing (C: Shrub Clearing & NC: No Shrub Clearing) and the removal of water stress (D: Draining & ND: No Draining) (**Table.3.1**). Thus, 8 treatments and a reference treatment (in the pristine dry grassland not formerly cultivated but traditionally grazed for centuries) were applied over 3 years (2011, 2012 and 2013) (**Fig.3.3**). The control treatment represented areas colonized by the bramble and neither cleared nor drained, but still grazed in the traditional way by sheep and goats (treatment NC-ND-G). Each treatment was applied on 10 x 10m plots with 6 replicates per treatment. This area of 100 m² is larger than normally required to characterize the floristic richness of this type of herbaceous vegetation (Masson et al. in press).

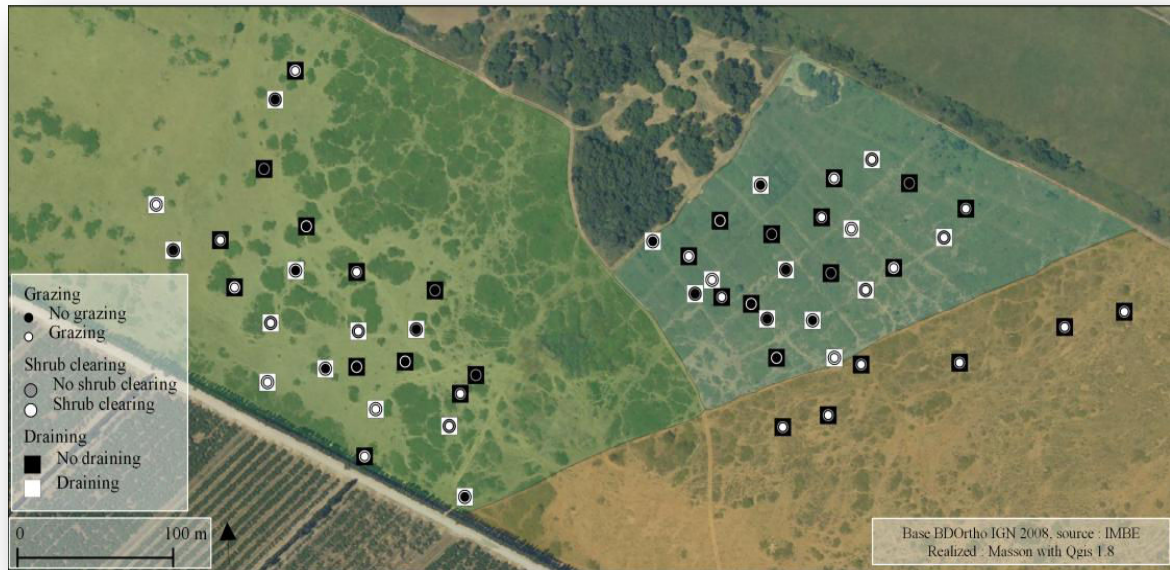


Figure 3. 3 Map of experimental design map realized on the “Coussoul d’Ase” site in La Crau (south-eastern France) showing the three area (with *B.phoenicoïdes* in blue, without *B.phoenicoïdes* in green and in orange the steppe reference). Treatments are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing. The black symbols indicate that the treatment is not applied, in white that is applied.

Two large areas within the study site were distinguished according to whether or not they contained a species indicative of greater humidity in the soil, the perennial grass (*B. phB. phænicoïdes*), a mesoxeriphilous perennial species native to the Mediterranean basin (Tutin et al. 1980; Bolós & Vigo 2001). This zoning pattern *a priori* enabled dry zones to be distinguished from zones with higher soil moisture due to water infiltration from the neighboring hay meadows (Masson et al. in press).

Table 3. 1 Table showing the 8 treatments in the “Coussoul d’Ase” in La Crau (south-eastern France): with or without *B. phœnicoïdes*. Each treatment was replicated 3 times in both areas. Cross indicates that treatments were applied. C: Shrub-Clearing; NC: No Shrub-Clearing; G: Grazing; NG: No Grazing; D: Draining; ND: No Draining.

	Area with <i>B. phœnicoïdes</i>			Area without <i>B. phœnicoïdes</i>		
	Shrub clearing	Grazing	Draining	Shrub clearing	Grazing	Draining
C-G-D	x	x	x	x	x	x
C-G-ND	x	x		x	x	
C-NG-D	x		x	x		x
C-NG-ND	x			x		
CN-G-D		x	x		x	x
CN-G-ND		x			x	
CN-NG-D			x			x
CN-NG-ND						

Grazing by a flock of 1 100 sheep and 20 goats (2.7 days/sheep/ha/year) was applied in 2 periods (30 days in early spring, end of March / beginning of April, and 15 days at the end of spring, end of May / beginning of June). Exclosures were placed around the non-grazed plots (24 plots). Draining was carried out in autumn 2010 by digging trenches 40 cm wide and 70 cm deep reaching down to the conglomerate, around the 24 plots concerned. Clearing (24 plots) was repeated in autumn 2010, 2011 and 2012 for the cleared, grazed, drained or not drained treatments (12 plots, treatments C-D-G & C-ND-G).

In all, 54 plots were studied: 24 in the zone without *B. phœnicoïdes*, 24 in the zone with *B. phœnicoïdes*, and 6 in the reference pristine dry grassland. Each treatment was replicated 3 times in both zones.

In 2010, soil from each of the plots was analyzed. To obtain a representative mean for each plot, 3 soil core samples were taken at a depth of 20cm. The soil was dried for 15 days, then sieved at 2mm. Analyses of the fine particle sizes with 5 fractions without decarbonation (AFNOR 2003), of Total Organic Carbon (AFNOR 1995), of Cationic Exchange Capacity (CEC)

(AFNOR 1999) and equivalent humidity (Viehmeyer & Hendrickson 1931) were performed by the INRA laboratory according to standard protocols (Baize 2006).

In May 2011, 2012 and 2013, inventories of the flora were carried out in one 5 x 5m² quadrat positioned in the center of six replicated plots for each of the 8 treatments and the reference (N = 54 quadrats). For each of the species recorded, an index of abundance was attributed (1 = species covering less than 5 % of the 25 m² quadrat area, 2 = between 5 and 25 %, 3 = between 26 and 50 %, 4 = between 51 and 75 %, 5 = more than 75%, and finally 0.2 = species represented by a single individual in the quadrat). This 25m² area was chosen in order to monitor at least one species apart from the bramble, in the not-cleared-and-grazed reference quadrats (6 plots) and in the quadrats where no grazing has occurred since 2010 (6 plots).

In addition we measured were the rate of coverage by brambles, the proportion of bare ground and of vegetation and the average and maximum heights of herbaceous vegetation and of brambles.

1.15.4. Statistical analyses

Soil characteristics were ranked using Principal Component Analysis (PCA) (54 plots x 8 soil variables) (Borcard et al. 2011). A Non-metric Multidimensional Scaling Analysis (NMDS) was performed on the matrix of the vegetation to rank the quadrats on the basis of the characteristic species of the plant communities. A permutation test was performed to identify differences between the plant communities of the treatments and that of the steppe. The plant communities were characterized by their species richness *S* and the Shannon *H'* index. The Bray-Curtis index of dissimilarity between the plant communities of the various treatments and the reference was calculated.

We tested the normality of the data for all the variables studied (*RS*, *H'*, *BC* as well as heights and coverage) using the Shapiro-Wilk test. To identify differences in species richness, in the Shannon index or in the index of dissimilarity between treatments, we used a linear mixed model with the function *lmer*, treating the zone (dry or wet as determined by the presence of *B. phaenicoïdes*) and year effects as random effects. We then carried out a multiple comparison and a post-hoc test using the function *glht* with the Tukey test. We used

the Kruskal-Wallis test followed by a Pairwise Wilcox test with a Bonferroni correction when normality was not confirmed.

Statistical analyses were performed using the software R 2.13.0 (R Development Core Team 2008) with supplementary packets *ade4* (Dray & Dufour 2007), *lme4* (Bates & Sarkar 2007), *multcomp* (Bretz et al. 2010) and *vegan* (Oksanen 2011).

1.16. Results

1.16.1. Soil characteristics

Axis 1 of the PCA (40.79%) represented the presence of a total carbon gradient and cationic exchange capacity whereas axis 2 (29.69 %) represented a fine particle size gradient (**Fig.3.4**). Axis 1 only differentiated the zone dominated by *B. phænicoides* from the other two areas by a higher total carbon content. On axis 2, the zone with *B. phænicoides* was characterized by higher fine and coarse sand content, whereas the zone without *B. phænicoides* and the reference steppe were characterized by higher fine and coarse silt content.

Univariate analyses (**Table.3.2**) showed significant differences among the 3 zones for some of the 8 variables considered in the PCA. We found total carbon content significantly higher in the zone with *B. phænicoides* than in the zone without *B. phænicoides*. However, the total carbon content of these two zones was not significantly different from that of the reference dry grassland (**Table.3.2**).

We found no significant differences in fine silt content between the zones with and without *B. phænicoides*, but both zones showed significant differences from the reference dry grassland for this factor. In addition, coarse silt content was significantly different among the 3 zones (**Table.3.2**).

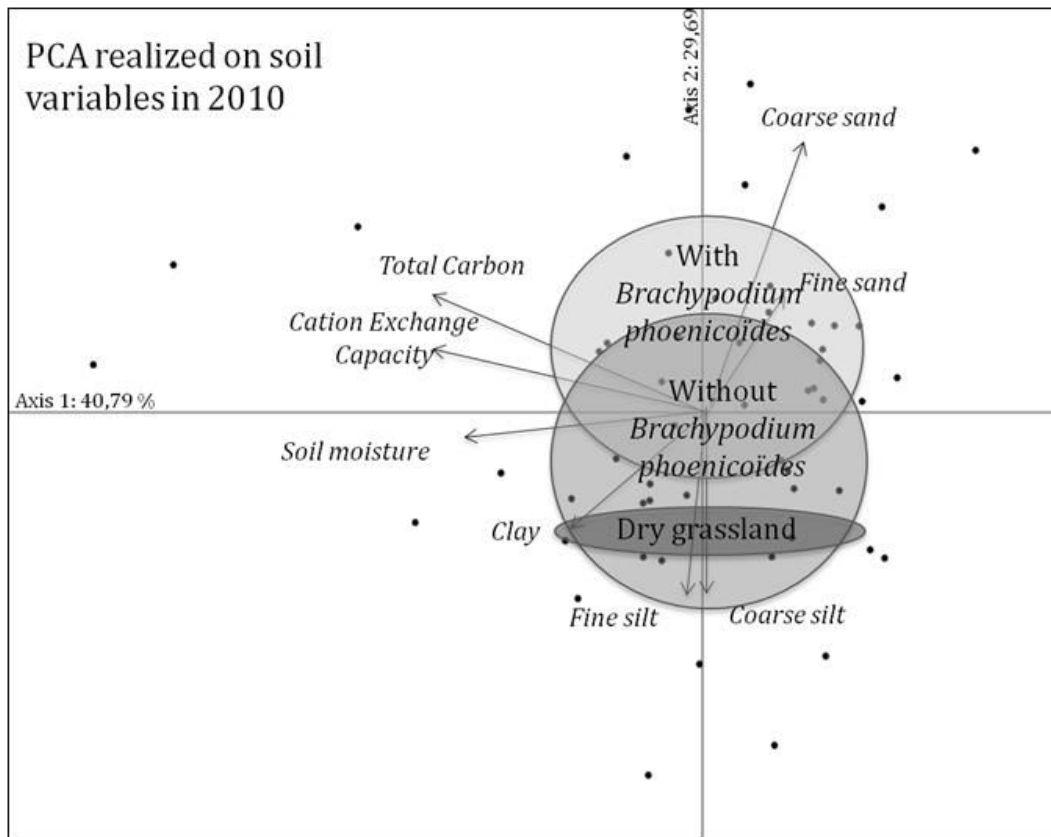


Figure 3. 4 PCA ordination based on the 54 soil samples and 8 soil variables analyzed in the 3 areas (with and without *B. phoenicoïdes* and reference dry grassland) identified in the "Coussoul d'Ase" (La Crau, south-eastern France).

Table 3. 2 Soil characteristics of the different areas for the 8 variables tested in the reference dry grassland (N = 6), the area with *B. phoenicoïdes* (N = 24) and the area without *B. phoenicoïdes* (N = 24) in the "Coussoul d'Ase" (La Crau, south-eastern France). The given values are means \pm standard errors, df, F etp correspond to the degree of freedom, the F-value and p-value from ANOVAs testing for each variable. Chisq correspond to the Chi square value from the Kruskal Wallis test when normality was not verified. Within a row, two cases with a different letter have significantly different values according to Tukey Honest Significant differences post hoc tests or to Pairwise Wilcox test with a Bonferroni correction when values were not normal

	Anova/ kruskall Wallis		with <i>B. phoenicoïdes</i>	without <i>B. phoenicoïdes</i>	Dry grassland
	df=2				
Soil moisture g/ 100g	F=0.582 p=0.562	NS	18.01 \pm 0.19	19.13 \pm 0.21	18.82 \pm 0.75
	df=2				
Clay g/kg	F=2.249 p=0.106	NS	238.62 \pm 2.78	246.17 \pm 2.75	237.33 \pm 3.89
	df=2				
Fine Silt g/kg	F=2.737 p=0.0423	*	200.04 \pm 2.78	200.33 \pm 2.09	209.33 \pm 1.17
	df=2				
Coarse Silt g/kg	F=1.152 p=7.42x10 ⁻⁵	***	145.25 \pm 1.87	153.67 \pm 2.17	164.83 \pm 2.15
	df=2				
Fine sans g/kg	F=2.736 p=0.0744	NS	198.71 \pm 1.78	193.04 \pm 2.36	189.17 \pm 5.8
	df=2				
Coarse sand g/kg	F=1.984 p=0.148	NS	217.38 \pm 5.63	206.79 \pm 4.34	199.33 \pm 4.05

1.16.2. Treatment effects on plant composition

Two hundred and ten species were recorded in the different treatments over the 3 years of the study (**Appendix S.3.1**).

NMDS analysis (**Fig.3.5-6-7**) showed a year-to-year variation in the composition of the plant communities, according to treatment. These inter-annual variations were, however, limited. Throughout the 3 years of the study, the reference dry grassland remained dominated by the presence of typical species such as *B. retusum*, *Lavandula latifolia*, *T. vulgaris* or *E. cyparissias*.

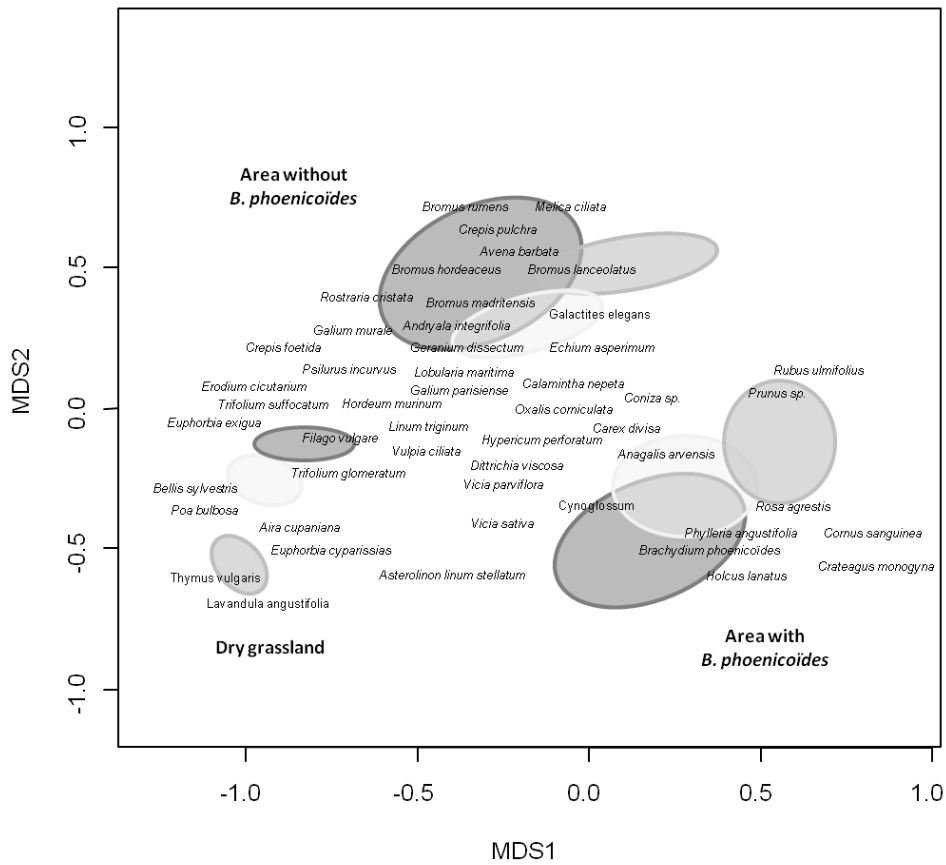


Figure 3 6 NMDS ordination based on 162 vegetation samples (25m²) and 245 species recorded between 2011 and 2013 in the "Coussoul d'Ase" (La Crau south-eastern France) shows only effects for each area for each year without taking into account treatments. Ellipses in pale grey represent 2011, in medium grey 2012 and in dark grey 2013.

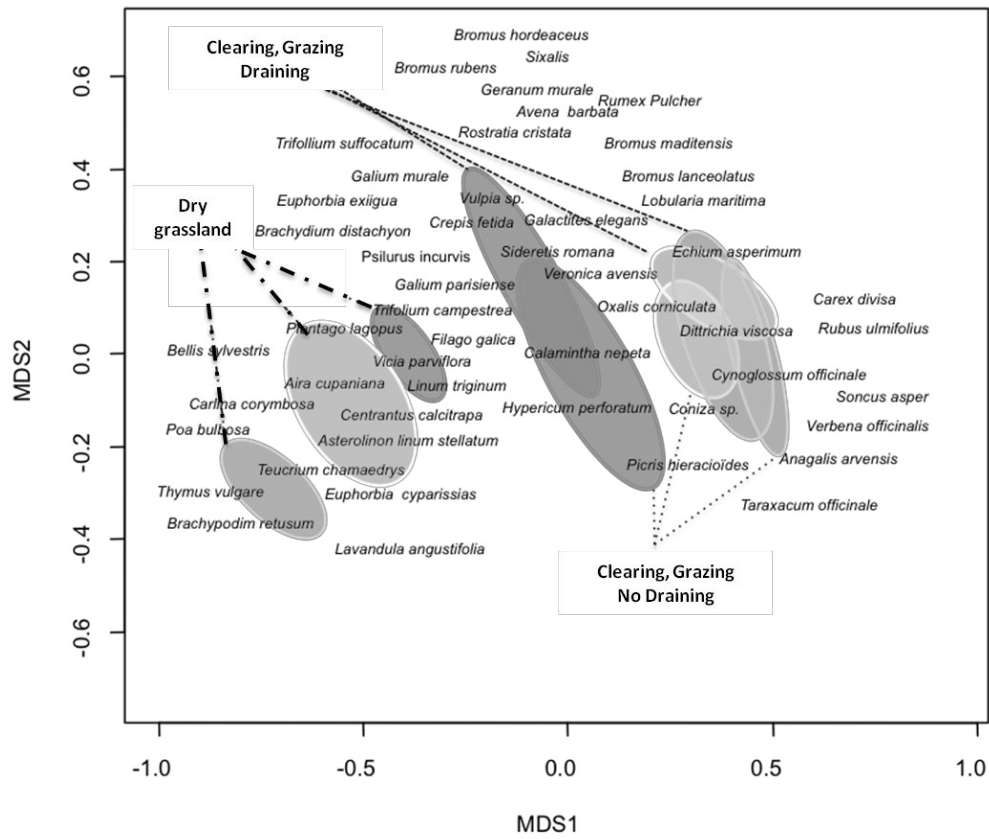


Figure 3.7 NMDS ordination based on 162 vegetation samples (25m²) and 245 species recorded between 2011 and 2013 in the "Coussoul d'Ase" (La Crau south-eastern France) shows only annually shrub-cleared and grazed, drained or not drained treatments with the reference dry grasslands. Ellipses in pale grey represent 2011, in medium grey 2012 and in dark grey 2013.

1.16.3. Treatment effects on plant species richness, diversity and similarity

Linear mixed models showed a significant effect of year and of zone, with or without *B. phænicoïdes* (Table.3.3). These two factors were therefore considered as random factors in the analyses in order to account for the effect of the treatments.

Analyses of vegetation height and cover showed significant effects for treatments involving annual clearing and annual grazing (Table.3.3). After 3 years of application, the bramble cover and bare ground in treatments with clearing, grazing, drained or not drained

were no longer significantly different from those of the reference steppe. On the other hand, the non-cleared treatments showed differences from the other treatments but were not different from each other, whether grazed or not, drained or not.

The heights of the herbaceous vegetation in treatments cleared once in 2010 or three years consecutively between 2010 and 2013 were not different from that of the reference dry grassland (**Fig.3.8**). In contrast, vegetation heights for treatments cleared only once in 2010 were significantly different from those of treatments cleared annually. The non-cleared treatments did not differ from each other, but differed from the cleared treatments, whether grazed or not and whether drained or not. Thus, the height of the herbaceous vegetation in the treatments cleared in 2010 only represented an intermediate stage. Finally, consecutive clearing over 3 years led to a significant reduction in bramble height, compared with all other treatments. Nevertheless, there was no significant difference from the dry grassland (**Fig.3.8**).

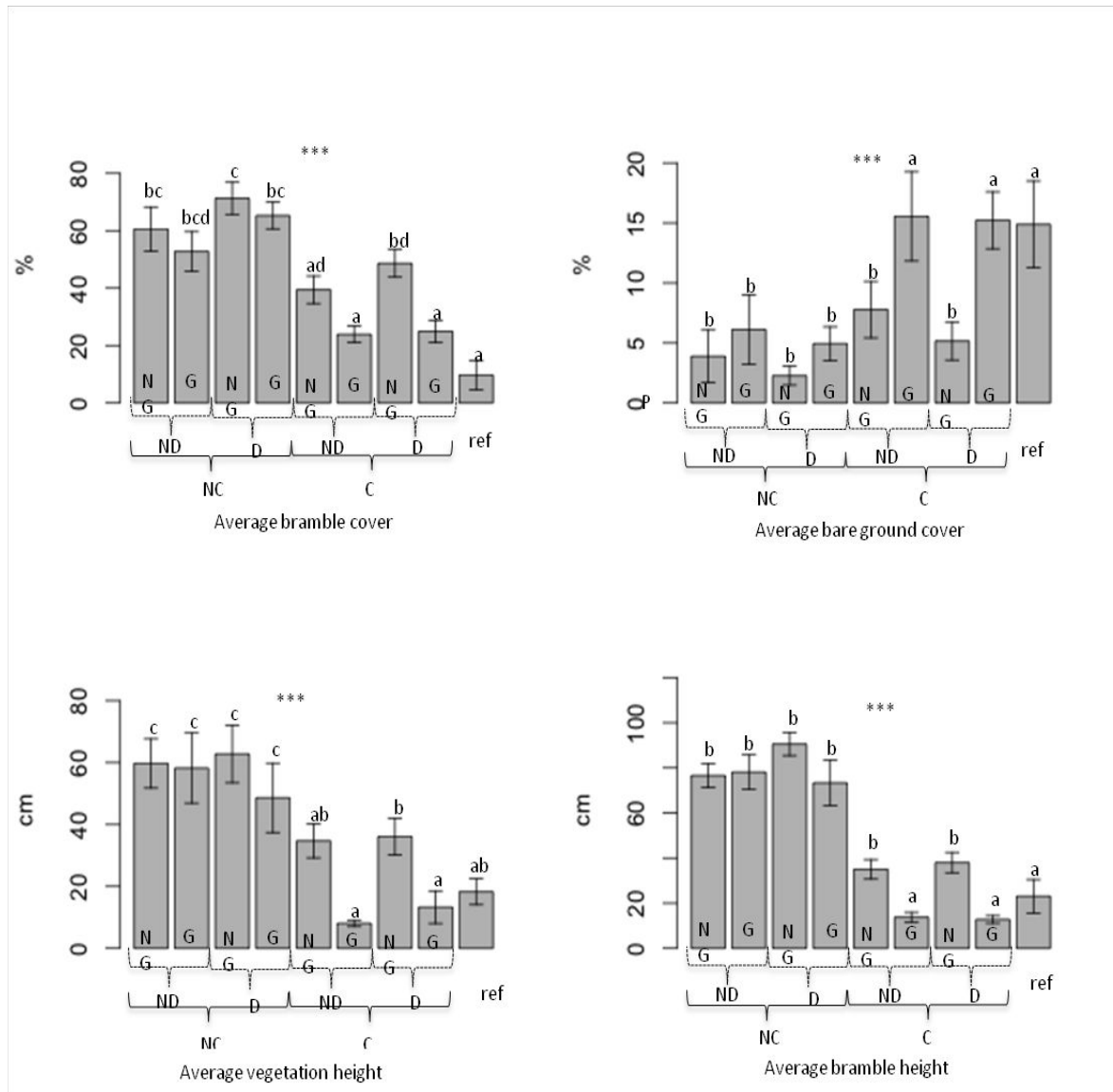


Figure 3.8 Mean Values of bramble cover, bare ground, herbaceous vegetation and bramble height for the 8 treatments studied and in the reference dry grassland (ref) for the 3 years studied (2011-2013), regardless of area, in the "Coussoul d'Ase" (La Crau, south-eastern France). Error bars represent standard errors; bars sharing a common letter are not significantly different (Tukey HSD multiple comparisons test). (NC: No Shrub Clearing; C: Shrub Clearing; ND: No Draining; D: Draining; NG: No Grazing; G: Grazing) (N=6).

Whatever the year and the zone studied, the mixed models showed a significant effect of treatments ($df=8$, $\text{Chisq} = 94.4$, $p < 0.001$) on species richness. Species richness was significantly higher in the reference dry grassland (**Fig.3.9a**) but no different from that of the treatments grazed and cleared annually from 2010 to 2013, whether drained or not. The

treatments with a single clearing not followed by grazing represented an intermediate stage, where species richness was significantly lower than in the reference dry grassland and in treatments without clearing. However, this single clearing species richness was not significantly different from that in treatments where clearing and grazing took place in 2010, 2011 and 2012. Finally, the non-cleared treatments had significantly lower species richness than those of the clearing treatments and of the dry grassland, but their species richness did not differ significantly from that of non-clearing treatments. In addition, species richness in the treatments in the zone without *B. phænicoides* was always higher than for the same treatments in the zone with *B. phænicoides* (zone effect, $df=2$, $Chisq = 28.9$, $p < 0.01$), whatever the treatment considered (**Fig.3.9b**). Where *B. phænicoides* was present, species richness was always significantly lower (24.83 ± 1.44 with *B. phænicoides* and 33.39 ± 1.63 without *B. phænicoides*, $N=24$, $p\text{-value} < 0.001$). The same result was obtained for diversity measured by the Shannon index, with and without *B. phænicoides* (2.58 ± 0.078 and 2.96 ± 0.075 , $N=24$, $p\text{-value} < 0.001$).

Table 3.3 Results of linear mixed models testing the effects of ‘year’, ‘area’, ‘treatment’ factors on Species Richness (RS), Shannon Index (H’), Bray-Curtis index (BC), bramble cover and bare ground and on bramble and vegetation heights in the "Coussoul d’Ase" (La Crau, south-eastern France). For each model, a fixed factor was considered, the other two being placed in random factors ($p\text{-value} < 0.001$ ***, $p\text{-value} < 0.01$: **, $p\text{-value} < 0.05$: *).

Variable to explain	Year			Area			Treatment		
	Chisq	df	pvalue	Chisq	df	pvalue	Chisq	df	pvalue
RS	13.45	2	**	28.89	2	***	94.36	8	***
H'	37.03	2	***	19.1	2	***	92	8	***
BC	9.11	2	*	46.61	2	***	64.27	8	***
Bramble recovery	2.92	2	NS	17.04	2	***	76.83	8	***
Bare ground recovery	44.37	2	***	5.28	2	.	39.52	8	***
Bramble height	5.85	2	.	7.65	2	*	140.24	8	***
Vegetation height	4.41	2	0.1101	38.87	2	**	60.41	8	***

The Shannon indices (**Fig.3.7b**) were significantly higher in the cleared treatments than in the non-cleared treatments. However, they were not significantly different from each other, whether the plots were grazed or not, drained or not. Nor they were significantly different from those calculated for the reference dry grassland.

The Bray-Curtis dissimilarity index (**Fig.3.9c**) was significantly lower in the reference dry grassland and showed no significant difference between the plots cleared and grazed annually, whether drained or not. The Bray-Curtis index for the non-grazing and non-clearing treatments, whether drained or not, was significantly different from the other treatments, and represented an intermediate stage. The non-clearing treatments showed significantly lower Bray-Curtis indices than all the other treatments. However, they were not significantly different from each other.

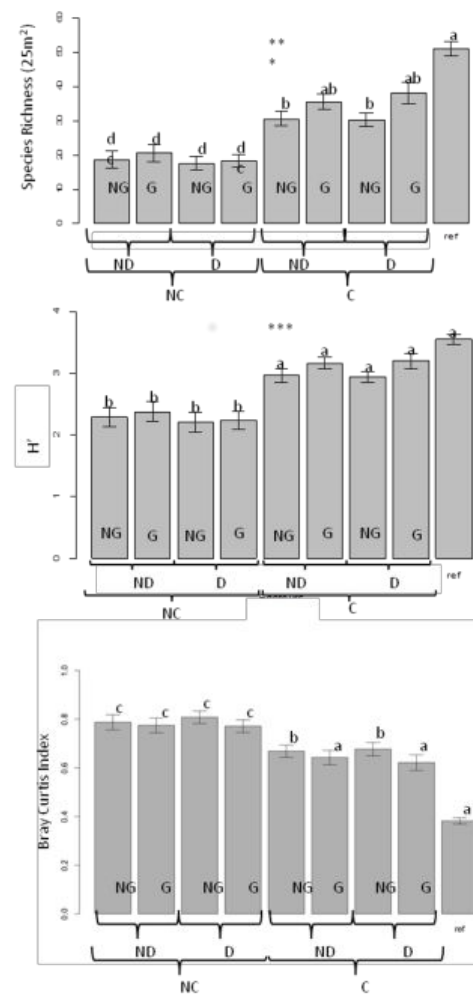


Figure 3.9 Mean values of species-richness (**a**), Shannon index H' (**b**) and Bray-Curtis index (**c**) for the 8 treatments and in the reference dry grassland for the 3 years studied (2011-2013) in the "Coussoul d'Ase" (La Crau, south-eastern France). Errors bars represent standard error, bars sharing a common letter are not significantly different (Tukey HSD multiple comparison tests)

1.16.4. Treatment effects on plant population frequencies

Some species, such as *Lobularia maritima* or *Lolium perenne*, were favored by clearing and annual grazing, regardless of whether the plots were drained or not (**Fig.3.10**). In these treatments, species characteristic of the steppe, such as *E. cyparissias*, *Euphorbia exigua*, *Filago vulgare* and *Filago galica*, reappeared. For the first year, 2011, the cleared and grazed plots were mainly dominated by species such as *Melica ciliata*, *Calamintha nepeta*, *O. corniculata* or *Rumex pulcher*, which are of the ruderal type. In 2013, the dominant species were *Bromus hordeaceus*, *Bromus madritensis*, *Galium parisiense*, *Trifolium suffocatum* or *Psilurus incurvus*, all typical of the pristine dry grassland of La Crau.

Grazing was also beneficial for species such as *G. parisiense* or *Plantago lagopus*, abundant in the dry grassland but also frequent in treatments C-G-D and in treatments NC-G-ND. Only clearing had a significantly beneficial effect on the frequency of *O. corniculata*. Nevertheless, annual clearing/ grazing did not have a significant effect on *B. phænicoïdes* cover. It did, however, lead to a significant decline in the frequency of *R. ulmifolius* and an increase in species such as *Crepis vesicaria*, *Dittrichia viscosa* or *Erodium cicutarium*, as well as a significant decline in the frequency of *Vicia parviflora*, *Reichardia picroïdes* or *Poa pratensis* (**Fig.3.10**).

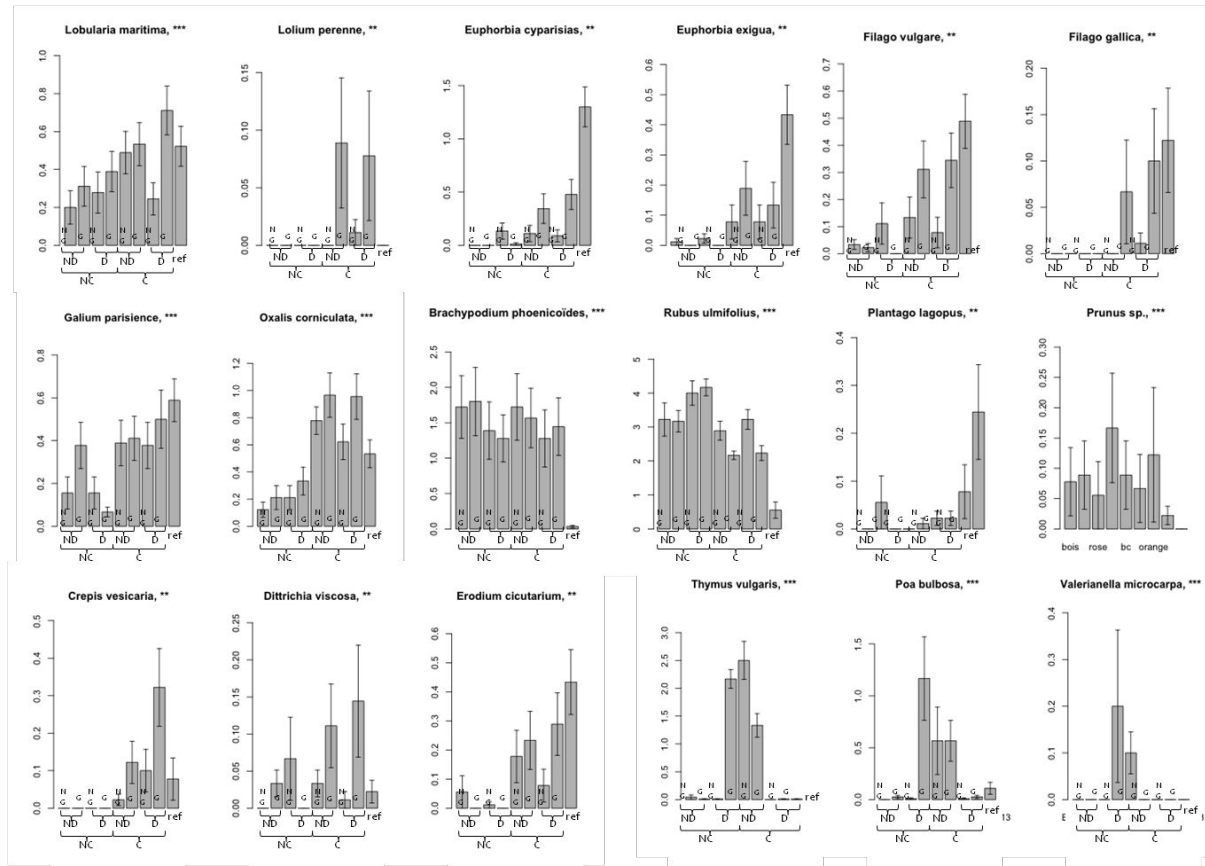


Figure 3.10 Abundance means values for selected contributive species, showing a range of responses to the different treatments in the "Coussoul d'Ase" (La Crau, south-eastern France). Error bars represent standard errors). (NC: No Shrub Clearing; C: Shrub Clearing; ND: No Draining; D: Draining; NG: No Grazing; G: Grazing) (N=6).

1.17. Discussion

The aim of this study was to test how effective mechanical clearing and grazing were in controlling the colonization by *R. ulmifolius* of the pristine dry grassland and formerly cultivated areas of La Crau and in promoting the regeneration dynamic of species characteristic of the dry grassland.

Numerous studies have provided evidence that the control of brambles by mechanical means alone is onerous and not very efficient (Pennycook 1998), since *R. ulmifolius* has a strong capacity for reproduction and growth (Ferrell & Sellers 2009). Combining chemical treatment with mechanical treatment would appear to be a more effective method (Klimkowska et al. 2010). In Argentina, a pesticide (glyphosate) combined with the uprooting

of brambles over small areas within a natural reserve had the effect of reducing bramble cover but did not, however, eradicate it completely. Only its dynamic expansion could be controlled in this situation (Mazzolari et al. 2011). However, the use of herbicides within a natural reserve is banned in France (Zalba 2005; Mazzolari et al. 2011). Techniques that are more sustainable and have less impact on the environment therefore need to be developed.

As with most of the Mediterranean grasslands (Lavorel 1999), the plant community in the reference dry grassland of La Crau is characterized by high species richness (with on average 55 species per 25m²). This community is dominated by species such as *B. retusum*, *Aira cupaniana*, *Euphorbia exigua*, *E. seguieriana* or *Stipa capillata* as well as by species classified as stress-tolerant according to Grime (1979). In our study, 3 years after the application of our treatments, differences in composition were still recorded between restored zones and the reference dry grassland, whatever the treatment applied. However, although composition differed, the clearing and annual grazing treatments, drained or not, were not significantly different from the reference in terms of species richness, diversity and similarity. Numerous typical species of the pristine dry grassland were found in these annually cleared and drained plots with significantly higher frequency than in the non-cleared treatments, whether grazed or not, drained or not. This is particularly the case of *E. cyparissias*, *E. exigua* and *F. gallica*. Annual clearing coupled with mixed sheep and goat grazing contributed positively to the restoration of these derelict former agricultural areas colonized by bramble, even over a short period of time (3 years).

Combined clearing and grazing led to a decrease in height of the herbaceous vegetation, and thus that of the brambles (Barbaro et al. 2004). The cleared and grazed plots were characterized by a significant increase in bare ground and a significant decline in bramble coverage. Since the bramble is known to reduce floristic diversity (McEvoy & McAdam 2002; McEvoy et al. 2006), this clearing should favor recolonization by annual herbaceous species from the seed bank or seed rain. Success should be ensured by their capacity for adaptation to the micro-climatic and edaphic conditions that characterize the dry grassland (Gibson & Brown 1991; Hutchings & Booth 1996; Pärtel & Zobel 1999; Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006; Jaunatre 2012). Similar results have already been reported for a forest in Ireland (McEvoy et al. 2006). After each clearing of the environment, the greater light irradiation enabled smaller and less competitive species to survive (McEvoy et al. 2006). In addition, the combined effect of these two treatments was to decrease the height of the

herbaceous vegetation, and thus that of the brambles (Barbaro et al. 2004). However, effective grazing depends on various parameters such as type of flock, period of grazing, frequency or intensity of grazing (Boshi & Baur 2007; Stewart & Pullin 2008; Carilla et al. 2011). Numerous studies have shown that other species such as goats consume more brambles than sheep (McGregor 1996). It would therefore be of interest in future years to test spring clearing followed by grazing by goats alone.

A single clearing operation carried out in 2010 was insufficient to maintain an open environment. To be effective such treatment further annual additional clearing and mixed sheep and goat springtime grazing are needed (Barbaro et al. 2001). To be effective, it therefore appears that clearing should be repeated several times a year in order to exhaust the reserves contained in the bramble's root system (King County 2005). Then sap would not develop, which would result in the death of the root system. If clearing is not carried out at the right time, and/or if it is not repeated annually, *R. ulmifolius* could renew its growth from the root crown in higher densities. Brambles have the capacity to rapidly cover all the neighboring vegetation through rapid clonal growth (Kollman & Pirl 1995; King County 2005). In our case, clearing was carried out in the autumn, when sap movements were slow. Since the stocks of nutrients had been replenished during the spring and at the end of summer, the brambles were able to regrow the following spring.

The clearing period chosen for our study may not be the best for slowing down the cover of *R. ulmifolius*, as annual autumn cutting will allow the systematic regeneration of young shoots the following spring. These non-woody shoots are greatly enjoyed by the sheep grazing on the site but the stocking rate and the grazing system applied was insufficient to prevent the growth of new shoots during the month of June, after the end of each period of grazing. In summer, the construction of drainage trenches to dry out the soil more rapidly did not reduce the growth of the shoots that appeared in June after the period of grazing.

Since the 1980s, at the "Coussoul d'Ase", grazing alone has not been sufficient to keep the habitat open and to control bramble. However, grazing enables the dispersion, recruiting and regeneration of this plant community (Woldu & Saleem 2000; Coiffait-Gombault 2011) by removing the species with the highest cover, creating areas of bare ground and dispersing the seeds of certain species via endo- and exozoochory (Fisher et al. 1996; Buisson et al. 2006; Manzano & Malo 2006; Baraza & Valiente-Banuet 2008; Woldu & Saleem 2000; Piqueray et al. 2011). Indeed, in the absence of grazing, the vegetation of the plain of La Crau is known to

have a limited capacity for dispersion, a poor rate of recovery and a lack of permanent seed banks (Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006; Dutoit et al. 2009; Gonzales Pech 2010). We thus recorded the return of certain species typical of the dry grassland because of grazing. Grazing should, in addition, reduce the stocks of nutrients in the soil (Shan et al. 2011), which would then favor the return to oligotrophic soil and thus stimulate the restoration of stress-tolerant species typical of the dry grassland (Shan et al. 2011; Coiffait-Gombault 2011).

Draining plots did not provide significant results. Removing water stress in the way we used here (drainage trenches) would thus not appear to limit colonization by the bramble. The cultivation of our study site in 1979 may, however, have resulted in fragmentation of the conglomerate, enabling the root system to penetrate and access the groundwater and thereby limiting the effectiveness of the drainage trenches. The bramble has a strong capacity for water retention and a highly developed root system that may be as long as 1.5m and represents between 40 and 90% of the total biomass of the plant (Amor 1974; Bruzzese 1998; Caplan & Yeakley 2010).

This study carried out on the "Coussoul d'Ase" provides evidence that water infiltrations from neighboring irrigated hay meadows helped increase the fertility of the soil (significant increase in total carbon content). This resulted in colonization not only by the bramble, but also by a competitive graminaceous species, *B. phænicoides*, which develops in open environments such as formerly grazed grassland or abandoned agricultural land (Bolós & Vigo 2001). Moreover, as already recorded in a previous study carried out in La Crau (Coiffait-Gombault 2011), the soil of abandoned land, unlike the soil of dry grassland with its high fine silt content, is characterized by higher proportions of coarse sand, enabling water and air to circulate (Duchaufour 1988; Fabre 2006). Thus, the greater availability of water and minerals enable *B. phænicoides* to develop at the expense of typical dry grassland species and is responsible for a decline in the species richness of herbaceous species (Damgaard et al. 2011). In the Mediterranean grasslands, the dominance of competitive species is known to have a severe negative impact on species diversity, in particular on the proportion of annual species (Allen et al. 1995; Noy-Meir 1995; Sternbert et al. 2000; McIntyre & Lavorel 2001; Peco et al. 2005; Mesléard et al. 2011). Water infiltration thus has an indirect and strong negative impact through the development of this competitive grass species, which compensates for the reduction in bramble cover. It therefore appears essential to undertake the restoration of

irrigation channels and to limit infiltration in plots that are in direct contact with meadows irrigated by submersion. Without water infiltration, *B. phoenicoïdes* cover would be slowed down. Coupled with clearing and grazing, controlling water infiltration could, by increasing the proportion of bare ground, lead to improved development of the annual species typical of the dry grassland.

1.18. Conclusion

The dynamics of colonization by the bramble in the plain of La Crau are difficult to control. Major changes in land use have given rise to strong disturbances by cultivation, as well as water infiltration. Although repeated annual clearing coupled with traditional grazing reduced the cover of this species and favored a relative “restoration” of the reference dry grassland community (species richness, diversity, similarity), it nonetheless did not result in the eradication of the bramble or the full restoration of the reference dry grassland community (composition, frequency of characteristic species). In addition, water infiltration increased the consequences of disturbances by enabling the establishment of more competitive species, such as *B. phoenicoïdes*, at the expense of dry grassland species, neutralizing the positive impact of the reduction of bramble cover by clearing and grazing. Our findings suggest that the dry grasslands subjected to this colonization can be restored via regular annual springtime clearing over a period of several years, the maintenance of sheep grazing or its replacement by goat grazing and the control of water infiltration from neighboring hay meadows irrigated by submersion; this would mean restoring drainage channels for the plots concerned.

Transition vers le chapitre 4

Dans le **Chapitre 3**, nous avons montré que, par rapport aux effets des différentes techniques de restauration, le couple débroussaillage annuel /pâturage printanier pratiqué pendant trois années consécutives entraînent des résultats prometteurs sur le retour de la végétation vers la trajectoire successionnelle steppique notamment en matière de composition, richesse et diversité spécifique. De plus, ce traitement a permis de réduire de manière significative le recouvrement de *R. ulmifolius* à très court terme. Le drainage, tel que pratiqué dans nos expérimentations, n'a pas eu d'effets significatifs au niveau de la communauté végétale. Afin de mesurer les impacts des différents traitements de restauration plus finement, le **Chapitre 4** a donc consisté à étudier les réponses de la ronce au niveau de certains de ses traits morphologiques et éco-physiologiques.

Disentangling the effects of clearing, grazing
and draining on an encroaching species, the
elm-leaf bramble: responses of water
potential and morphological traits

Solène Masson, François Mesléard et Thierry Dutoit

Article en préparation pour *Basic and Applied Ecology*

1.19. Abstract

In order to discriminate the effects of disturbance regimes (clearing and grazing) from those of water resources (draining or not) to control the colonization of *Rubus ulmifolius* Schott, a native invasive and encroaching species, ecophysiological (leaf water potential) and morphological traits (leave and flower numbers, stem diameter, cover, height) were studied in a dry grassland and a former cultivated field in southeastern Mediterranean France. Results showed that whatever the treatment, leaf water potential was significantly lower in the fallow than in the dry grassland especially at midday in September after the summer drought. In this fallow, in 2011, before the first experimental summer drought, only clearing induced a significant increase of water stress at the predawn period. Nevertheless, grazing decreased water stress only during the same period at midday. After the summer drought, traditional grazing significantly increased the leaf water stress of *R. ulmifolius* at predawn. At midday, clearing treatments and draining with no grazing increased significantly the water stress. Clearing and grazing treatments also significantly reduced the number of bramble flowers, leaves and have significantly decreased stem diameters. Therefore, disturbance regimes had more influence on ecophysiological and morphological bramble traits than the limitation of water resources.

1.20. Introduction

Disturbances are discrete phenomena that affect ecosystems at different spatio-temporal scales (White & Pickett 1985; White & Jentsch 2004). They play a major role in the assembly, maintenance and structuring of plant communities. Certain disturbances are an integral part of the ecosystem, by playing a role in the dynamic and the adaptation of the vegetation necessary to its proper functioning (Petraitis et al. 1989; Lavorel et al. 1997). When major changes in disturbance regimes occur, the distribution, composition or structure of the communities may be altered (Connel & Slatyer 1977). They may then become more vulnerable and offer ‘windows of opportunity’ (Johnstone 1986) for colonization by new species, in particular exotic or native invasive species (Hobbs & Huenneke 1992; Thompson et al. 1995; Hobbs 2000; Richardson et al. 2000).

Biological invasions have been identified, after the destruction and the fragmentation of ecosystems, as the second major cause of the loss of biodiversity at global scale (Richardson et al. 2000). They may also result in alterations of the trophic structure of the ecosystem, by increasing or reducing the availability of resources. They may also physically alter the structure of the ecosystem, and cause changes in the disturbance regime (Vitousek et al. 1997; Pysek & Richardson 2010). Finally, they may facilitate colonization by other species and alter the successional trajectory of the plant communities of the impacted site or region (Vitousek et al. 1997).

In order to limit the colonization of an ecosystem and to make available the means required for management and/or restoration, it is first and foremost all necessary to understand what it is that makes the ecosystem concerned more vulnerable (Hobbs & Humphries 1995; Caplan & Yeakley 2006). The invasion of communities depends on various parameters: environmental conditions, the stage of succession of the community, the interval since the last disturbance and the biotic characteristics of this community (Pysek & Richardson 2008). If one single factor can favour the invasion of an ecosystem, the interaction between different factors often has an even greater impact (Hobbs & Huenneke 1992).

During changes in regime and levels of trophic resources, the adaptation of plant species to these new conditions results in variations in their functional characteristics, whether morphological, physiological or phenological (Gross et al. 2010; Liancourt et al. 2009). Information on the photosynthetically active radiation and on the trophic resources of the soil may thus as is well known help us to understand why the disturbance has facilitated the invasion, in particular when the alterations of the conditions of the habitat have been caused by anthropic activities (Hobbs & Humphrey 1995; Caplan & Yeakley 2006).

In this study, we have focused on one of the species of the *Rubus fruticosus* L. agg complex, the elmleaf blackberry bramble *R. ulmifolius* Schott. *R. fruticosus* is one of the most abundant colonizing complexes worldwide (Caplan & Yeakley 2010). Mainly occurring in disturbed ecosystems, this apophyte species (Holub & Jirasek 1967) invades plant communities presenting seasonal variations in their water regime, in the Mediterranean region, in North America, in Australia, in Chile, in North Africa and in much of Europe (Jenning 1988; Amor et al. 1998; Caplan & Yeakley 2010). Numerous studies have already demonstrated that various species of *Rubus* (that are part of the *R. fruticosus* L. agg complex) present characteristics that might explain their high invasive potential. The bramble possesses the capacity to rapidly exploit the water resources of the soil, regardless of the water regime (Caplan & Yeakley 2010), and a strong aptitude for making use of the available light (Amor & Stevens 1976; Mc Dowell 2002; Gray 2005; Caplan & Yeakley 2006). Various studies have also highlighted the difficulty of controlling the bramble (Pennycook 1998), even if clearing and grazing may limit its colonization dynamic, without however eradicating it (Wehrle 1985; Reyneri et al. 1994; McDowell & Turner 2002).

The relation between the water resources and some species of the *R. fruticosus* complex has been the focus of several studies (Fotelli et al. 2001; McDowell 2002; McDowell & Turner 2002; Caplan & Yeakley 2010). Whether dealing with North America or Central Europe, they have shown that the species of this colonizing complex present a lower water potential in summer, a higher stomatic conductance and better transpiration than the native *Rubus* species. This faculty enables them to better exploit the water resources in periods of drought. However, to date no study has sought to discriminate *in situ* the morphological or eco-physiological response of bramble to different disturbance regimes (clearing or grazing) and different water stress regimes (with or without draining of the soil).

We hypothesized that a coupled action of clearing and grazing after draining of the soil by digging drainage trenches 1) increases the water stress of the bramble, in particular after summer drought period, 2) limits its growth, 3) finally, enables a significant increase in the photosynthetically active radiation favorable to the regeneration of the annual species of the herbaceous stratum and thus the restoration of the steppe vegetation.

1.21. Materials and Methods

1.21.1. Biological model: the bramble *Rubus ulmifolius* Schott

The bramble is thus often defined as being an aggregate of several species (*Rubus fruticosus* L. *aggregate*) because of the numerous species in the sub-genus *Rubus* (*Rosaceae*) (about 1000 to 2000) (Wehrle 1985). Among them, *R. ulmifolius*, species presents in the study area (Devaux et al. 1983; Römermann et al. 2005) is one of the 4 species of the genus capable of normal sexual reproduction. *R. ulmifolius* is a sarmentous shrub species (woody plant without a trunk with supple stems), which form impenetrable thorny brakes (Montaldo 2000; Mazzolari et al. 2011). Only its root system, composed of a vertical growth root and numerous secondary roots, is perennial. The development of the stems is biannual which emerge each spring with a rapid growth. The first year, the stem grows forming an arc which will touches the soil in autumn and then will produce a bud. This bud will give rise to a new stem the following spring. The axillary stems of the second year produce inflorescence. Flowering occurs during the summer and gives rise to fruit (blackberries). Germination takes place in the spring. The bramble is a zoochorous species (Jordano 1984). Although seeds production is high, the rate of germination of the first year's seeds is weak (Montaldo 2000). The seedlings are poorly competitive; their survival is dependent on the effect of shading and competition with other species (Mazzolari et al. 2011). Nevertheless, a large number of seeds remain viable in the soil for several years (permanent seed bank). The end of dormancy is associated with disturbances (increase in light and temperature). They then enter an arched growth phase. The brambles rapidly acquire a large number of leaves, covering neighboring species. The brambles form networks of clones issued from the same perennial stem and

develop on a variety of soils with a preference for warm environments (thermophiles species, Mediterranean-Atlantic region). Although the mature plants do not have strong light requirements, a preference for open environments with a lot of light has been observed (Wehrlen 1985). Also, the very developed root system enables to regulate its water needs because of the capacity to maintain strong stomatal conductance, low water resistance, strong transpiration and strong water potential during xeric stress, bramble is adapted to drought (McDowell & Turner 2002). Like numerous shrub species, the bramble is a competitive species which may be facilitative by protecting species palatable for grazing and serving as shelter for small rodents (Elhers & Thompson 2004; McDowell & Turner 2002). Fruits, highly palatable are consumed by sheep and goats.

1.21.2. Study site : the “Coussoul d’Ase” in the Crau Plain

The study was conducted on a site of 64ha, the “Coussoul d’Ase” (4°48'40, 39"E-43°38'27, 15"N) (**Fig.4.1**), located in the Crau plain, a steppe in south-eastern France. The Crau plain, former alluvial fan of the river Durance, is covered by stones over 40 to 70% of its surface area. It has a shallow fersialitic soil due to the presence of a limestone conglomerate at a depth of 40-70 cm making the groundwater inaccessible to plant species. The climate is typically the Mediterranean climate with dry and arid summers, temperate and wet winters and a mean annual precipitation of 540 mm. The Crau plain is exposed to an overall sunshine of 3000 h/year and the action of a dominant northwesterly wind blowing at more than 50km/h for more than 110 days (Devaux et al. 1983).

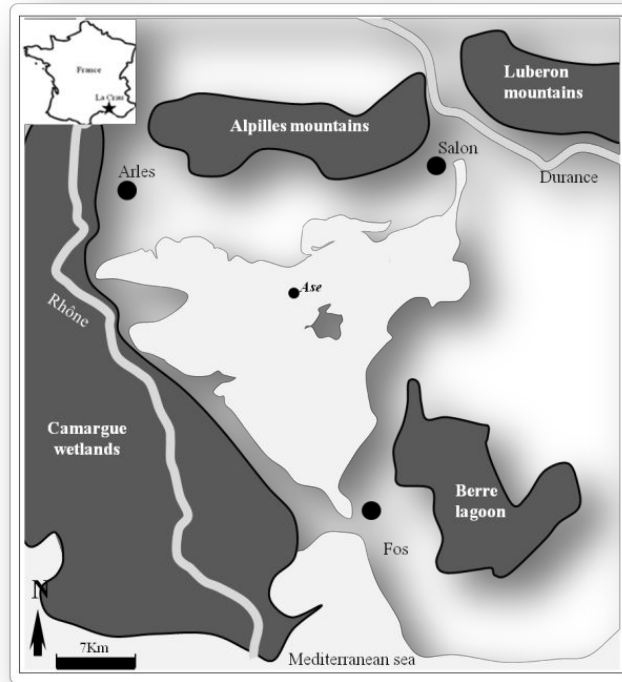


Figure 4. 1 Study site the “Coussoul d’Ase” in France and in the Crau plain (southeastern, France).

For many centuries, the Crau plain has been used for extensive sheep grazing. Traces of domestic grazing dating back to the Neolithic age are evidence of centuries-old sheep rearing from as long ago as 6000 years BP (Leveau 2004; Henry et al. 2010). The conjunction between sheep herding, the Mediterranean climate and the oligotrophic soil is at the origin of the dry grassland also named as a “steppe” (Devaux et al. 1983) plant formation composed by more 50 % of annual plants (Molinier & Talon 1950) and presents one of the highest levels of plant species richness in the lower Provence region (Buisson & Dutoit 2006). Over the past decades, the “Coussoul d’Ase”, and a large area of the Crau plain, have been subjected to changes in disturbance regimes related to human activities (intensification of agriculture, development of irrigation systems, etc.), favorable to certain native colonizing species such as the elm leaf bramble (Jordano 1984). The “Coussoul d’Ase” has since 1971 been bordered to the north and west by hay meadows. To the south and east, intensively farmed peach orchards were planted in 1978. In 1979, 30 hectares of the “Coussoul d’Ase” were also ploughed but not cultivated after. Then brambles colonization started in the beginning of the

eighties. In 2010, brambles cover a total surface area of 27.3 ha. In the 2000s, this plot was developed for hunting activities (game plantations, clearing of tracks, pheasant rearing) and was used for depositing dead fruit trees from the neighboring plots. As evidenced by the available aerial photographs, sheep grazing would appear to have been practiced less and less frequently at least since 1945 (**Fig.4.2**). Between 2010 and 2013, grazing was done by a flock of 1100 sheep and 20 goats (2.7 days/sheep/ha/year) applied in 2 periods (30 days in early spring, end of March/ beginning of April and 15 days at the end of spring, end of May/ beginning of June).

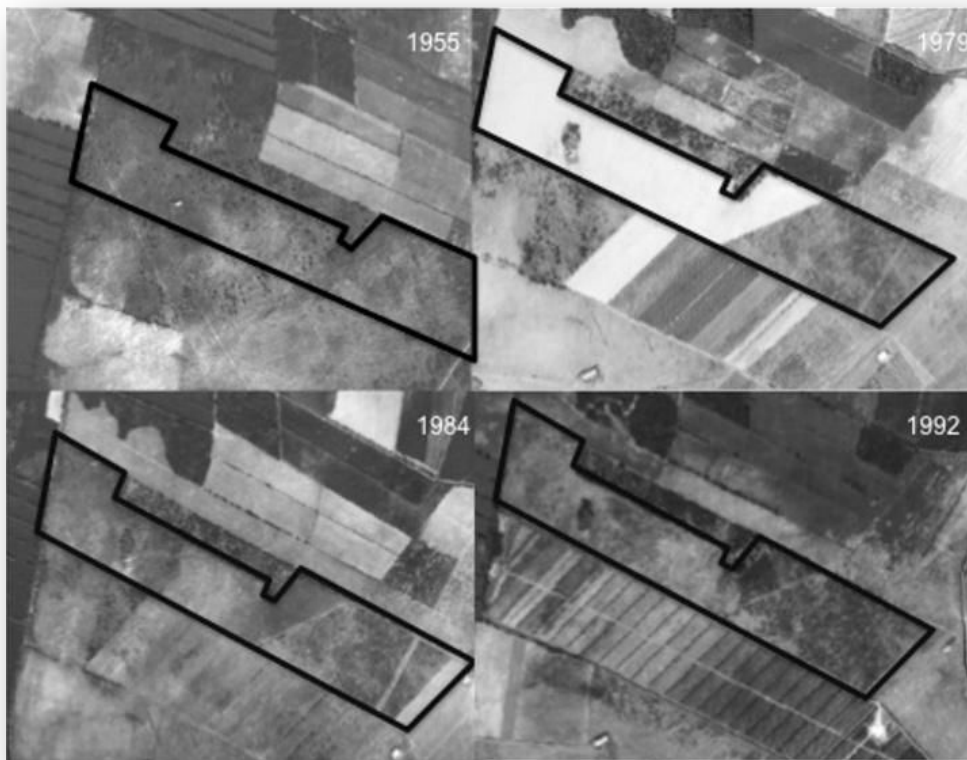


Figure 4. 2 Aerial photographs of the “Coussoul d’Ase” in the Crau plain (south eastern France) showing the presence of natural *Quercus ilex* thickets in 1955, the plowing of 30 ha in 1979 and the abandonment of the cultivated area colonized by bramble since 1982 (Base IGN, 1955: 1/20000^e; 1979 & 1982: 1/30000^e; 1992:1/20000^e, Modified Scales).

The irrigation by submersion every 10 days from March to October of the adjacent hay meadows entails water infiltrations in the northwestern part of the “Coussoul d’Ase”. These infiltrations have given rise in this area to the growth of vegetation dominated by *B. phænicoides*, while the plowing carried out in 1979 led to the growth of communities dominated rather by ruderal species such as *Bromus hordeaceus*, *Melica ciliata*, *Calamintha nepeta* or *Lobularia maritima* (Masson et al. 2014). Because this site was representative of the rest of the steppe area as it combines the effects of earlier plowing and / or water infiltration, in presence of an area of original steppe in the south-western part of the site (34 ha, (Fig. 2)), this site was chosen to test the effects of different restoration treatments.

1.21.3. Experimental design

1.21.3.1. Measurement of the resistivity of the soil

In order to estimate the different levels of soil moisture, we carried out measurements of the resistivity of the soil. These measurements were carried out on 29 and 30 October 2012 using the ARPo3® multipole system. This system is composed of 4 axes: 1 current emitter (intensity 5mA) and 3 receivers. The measurements are performed every 10cm, from 0 to 50cm, from 0 to 100 cm and from 0 to 170cm depth. The area is surveyed in lines with a 6m space between each line. By means of this system, 50 000 measurements can be taken per ha, or 1 000 000 altogether for our study. The resistivity recorded (noted as ρ , expressed in Ohm.m) corresponds to the measurement of the difference of potential (electric current measured in volts) generated by the current discharged by the soil. The data are then interpolated according to a regular 2 dimension 2m by 2m grid pattern, in order to be able to use them for cartographical purposes. The measurements were taken over an area of 20ha of the “Coussoul d’Ase” where the various experimental plots have been placed.

1.21.3.2. Physico-chemical analyses of the soil

In each of the plots, soil analyses were performed in order to check their random distribution in each of the areas identified before the application of the various treatments. To that end, in order to obtain a mean representative of each plot, three cores of 20cm depth were performed. The analyses of fine particle sizes without decarbonation (AFNOR 2003), of

Total Organic Carbon (AFNOR 1995) and of Cationic Exchange Capacity (CEC) (AFNOR 1999) were performed according to standard protocols (Baize 2006).

1.21.3.3. Experimental treatments

In order to eradicate or contain the dynamic of the bramble, 3 actions with 2 modes (presence/absence) were tested: grazing (G: Grazing & NG: No Grazing), clearing (C: Scrub Clearing & NC: No Scrub Clearing) and the removal of water stress (D: Draining & ND: No Draining) (**Table.4.1, Fig.4.3**). Thus 7 treatments, a reference (situated in the intact steppe area not formerly cultivated but grazed) and a control treatment constituted of areas colonized by the bramble still grazed in the traditional way by sheep and goats but which were not either cleared or drained (treatment NC-ND-G) were tested during the 3 years (2011, 2012 and 2013). Each treatment, but also the reference and the control, was applied on 10 x 10m plots with 6 replicates.



Figure 4. 3 Map of experimental design realized on the “Coussoul d’Ase” in the Crau plain (south eastern France) showing the three area (with *B.phoenicoïdes* in blue, without *B.phoenicoïdes* in green and the steppe reference in orange). Treatments (white: treatment applied, black: no treatment) are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing.

Table 4. 1 Table of the 7 treatments applied to control bramble from 2010 to 2013 in the dry grassland reference and the control in the Crau plain” (south eastern, France). Cross indicated that treatments were applied. C: Scrub-Clearing; NC: No Scrub-Clearing; G: Grazing; NG: No Grazing; D: Draining; ND: No Draining

	Actions		
	Shrub clearing	Grazing	Draining
C-D-G	x	x	x
C-D-NG	x		x
C-ND-G	x	x	
C-ND-NG	x		
NC-D-G		x	x
NC-D-NG			x
NC-ND-G(control)		x	
NC-ND-NG`			
Dry grassland reference		x	

Exclosures were placed around the non-grazed plots (N= 24). Draining was carried out with an excavator by digging trenches 40 cm wide around the 24 plots concerned in autumn 2010. Trenches were dug down to the conglomerate (on average 70 cm depth), the water flow being lateral and the conglomerate rendering inaccessible to all plants the deep-lying ground water. Clearing was realized in autumn 2010 (24 plots), and repeated in autumn 2011 and 2012 for the cleared, grazed, dried or not dried treatments (12 plots, treatments C-D-G & C-ND-G).

In all, 54 plots were studied: 48 in the fallow area (42 for the different treatments, 6 for the control) and 6 in the dry grassland reference.

1.21.4. Measurement of the leaf water potential

The leaf water potential (Ψ_l) of the blackberry bramble was measured before dawn (predawn, between 3 :00 and 6 :00 AM) and during the midday depression (midday, between 11 :30 AM and 2 :30 PM), according to the method of Scholander et al. (1965), modified by Rennenberg et al. (1996). Predawn, the stomata of the plant are closed, the water potential of the soil is thus in equilibrium with that of the plant. The lower the leaf water potential of the plant, the greater the absorption to balance the losses related to transpiration; the plant is then in a state of water stress (Fotelli et al. 2001). By measuring the water potential predawn, it is possible to know the availability of the water resource and the state of stress of the plant. The midday measurement provides information on the state of stress at the hottest point of the day (the stomata being closed to avoid heavy hydric losses). Measurements were taken on the 5th leaf of a shoot from the first leaf developed (at least 3 bracts) after the terminal bud. For each plot, 3 measurements were performed on 3 non-contiguous brambles, or 18 measurements per treatment. These measurements were performed after the period of grazing at the beginning of July and after the summer drought period at the beginning of September in the years 2010, 2011 and 2013. The measurements were taken simultaneously using P.M.S Instruments Co. analogical pressure chambers, with a volume of 66 cm³, allowing a variation in pressure of 0 to 70 bars. The measurements taken in bars were converted into MPa.

1.21.5. *Morphological traits of the bramble*

The traits were measured in July and September 2011, 2012 and 2013, respectively after the period of grazing and after the summer drought period. The morphological traits chosen are: the mean height of the bramble and the mean diameter of shoot (both in cm), the mean number of flowers/fruit and leaves per shoot (measurements taken on 3 shoots per plot) and the mean percentages of coverage (bramble and herbaceous vegetation) and the mean height of the herbaceous vegetation (cm).

1.21.6. *Measurement of the Photosynthetically Active Radiation (PAR)*

The Photosynthetically Active Radiation (PAR) provides information on the openness of the environment, on the amount of light absorbed by the bramble and therefore the amount available for the vegetation present beneath the brambles to achieve photosynthesis. Measurements of the PAR were performed from November 2010 to September 2013 (1) before the beginning of the application of the various treatments, (2) before and (3) after the period of grazing, (4) after the summer drought period and (5) after the autumn clearing, using a *Sun Scan Canopy Analysis System Type SSI* probe from *Delta T Devices*. On each plot, a fixed marker was positioned before performing all the measurements in the same place. Three measurements were performed at the level of these markers, always following the same orientation (0, 45 and 90°) in order to scan the whole area and obtain a mean representative of the luminosity beneath the bramble stratum.

1.21.7. Statistical analyses

The characteristics of the soil were ordinated using a Principal Component Analysis (PCA) (54 plots x 8 soil variables) (Borcard et al. 2011). An ANOVA One Way was performed on the resistivity data. Linear models and mixed effect linear models were used, with the lmer function, in order to test the differences in leaf water potential and in morphological traits by processing one by one the 'year effect' (2011, 2012, 2013), 'month effect' (July or September), 'day effect' (predawn or midday) of the 7 treatments, of the control and of the reference drained meadow. They were checked for a normal distribution pattern using Shapiro test and square root or logarithmic transformations were made as necessary. Multiple comparisons and a post-hoc test were then performed using the glht function with Tukey's test. In addition, correlations between variables were calculated according to the method of Spearman. The PAR data were analysed using linear models according to the date of the measurement campaign.

Statistical analyses were performed with the R 2.13.0 software (R Development Core Team 2008) and the supplementary packages ade4 (Dray & Dufour 2007), lme4 (Bates & Sarkar 2007), multcomp (Bretz et al. 2010) and vegan (Oksanen 2011).

1.22. Results

1.22.1. Resistivity of the soil

The resistivity measurements enabled us to distinguish 3 classes for the 20 hectares mapped ((115-202[; (202-290[; (290-378[Ohm.m, **Fig.4.4**). The 6 plots located in the reference dry meadow present resistivity levels that are always significantly higher than those of the other 48 plots randomly distributed in the fallow (respectively $M=297.64 \pm 19.9$ Ohm.m and $M = 200.633 \pm 7.697$ Ohm.m, $p < 0.001$, Fig. 4). However, no significant difference was recorded between the different treatments in the fallow, thus confirming their random distribution in relation to water infiltrations.

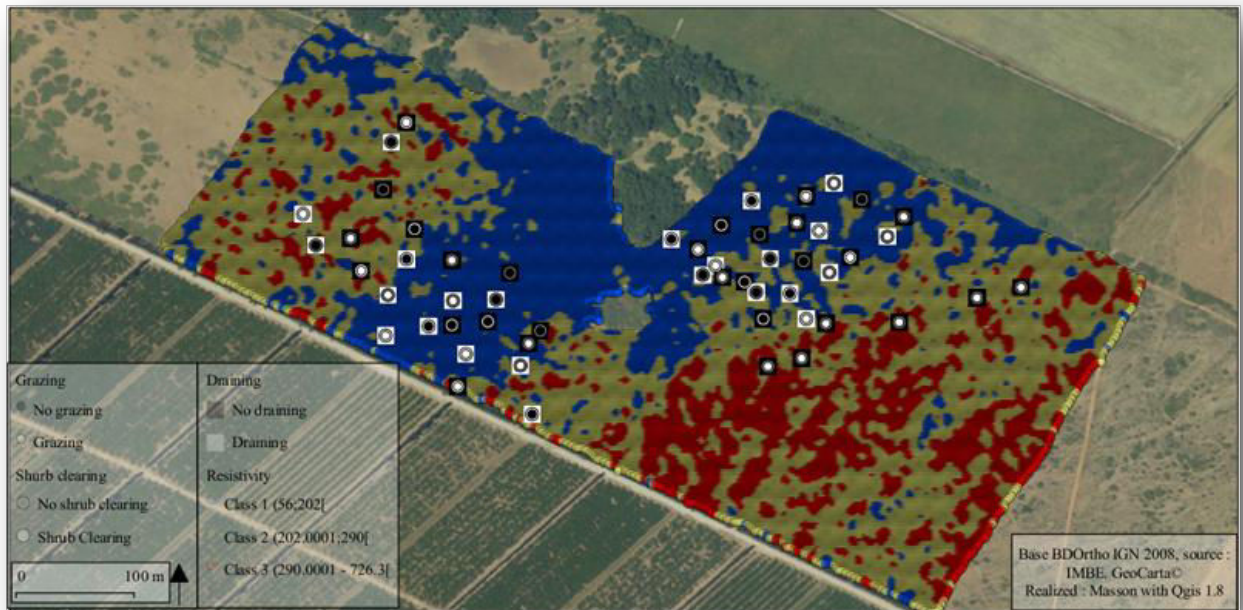


Figure 4. 4 Measurement locations of soil resistivity realized at 50 cm deep in the “Coussoul d’Ase” (October 2012) in the La Crau plain (south eastern France). Treatments (white: treatment applied, black: no treatment) are represented by square for draining, small round for grazing and large round for shrub clearing. The resistivity is represented in blue for the class (56; 202 [Ohm.m, in white for the class (202.0001; 290[Ohm.m and in red for the class (290.0001; 726.3[Ohm.m.

With regard to the soil analyses, axes 1 and 2 of the PCA accounted for more than 50% of the total inertia (**Fig.4.5**). Axis 1 (36.5%) contrasted plots characterized by high Cationic Exchange Capacity (CEC) and high organic matter content with the plots situated in the dry grassland characterized by high resistivity values and high fine and coarse silt content. Axis 2 (32.2%) contrasted the plots with treatments characterized by high fine and coarse sand content with those characterized by high clay content. If significant differences were recorded between the dry grassland and the fallow, no significant difference was recorded between the plots prior to the application of the different treatments in the fallow, thus confirming a good random distribution in relation to the recorded physico-chemical characteristics of the soil.

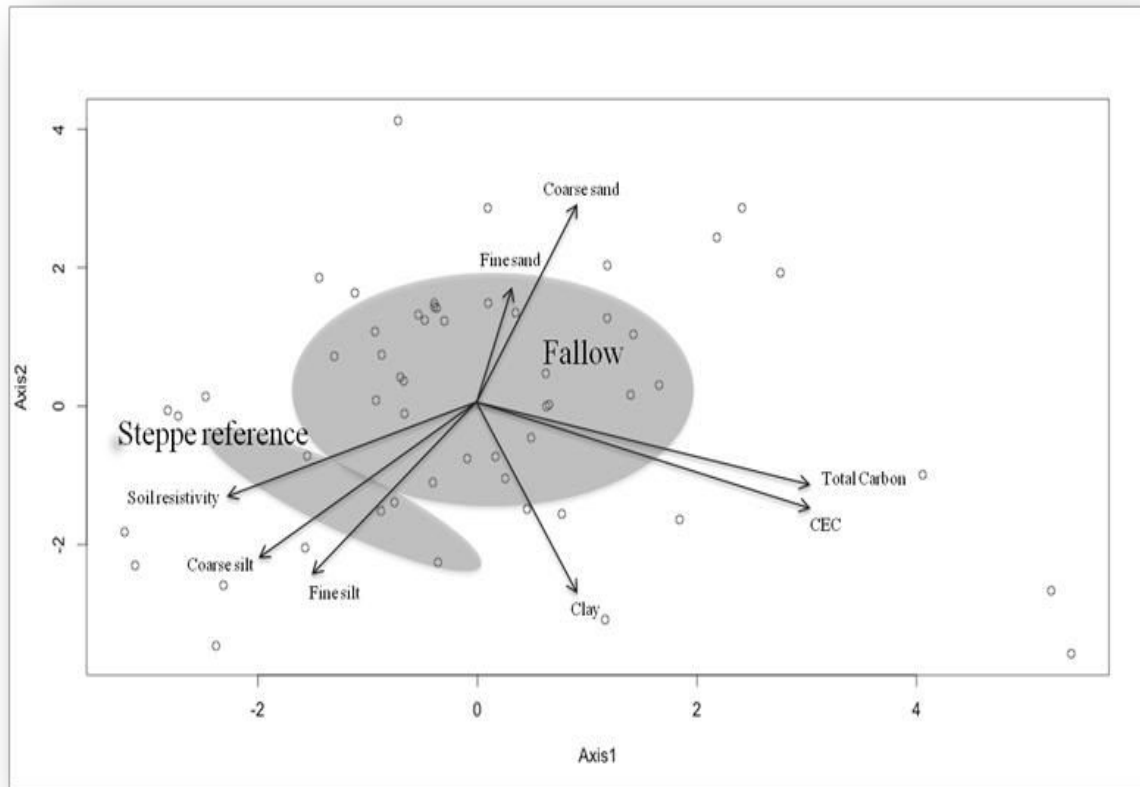


Figure 4. 5 PCA realizes on the 54 plots localized in the “Coussoul d’Ase” in Autumn 2010 in the Crau plain (south eastern France). Samples from each identified areas (fallow and the reference dry grassland) are grouped with full lines. Arrows represent soil variables (Clay, Fine & Coarse silt, Fine & Coarse sand, Total carbon, CEC = Cation Exchange Capacity & Soil Resistivity at 50 cm).

1.22.2. Leaf water potential (Ψ_l)

The water potential values were significantly different between the three years (p-value < 0.001). The measurements taken in 2011 were significantly higher (-1.39 ± 0.04 MPa) than those taken in 2012 (-1.62 ± 0.05 MPa, p-value < 0.001) and 2013 (-1.58 ± 0.04 MPa, p-value < 0.001). On the other hand, no difference was recorded between the values for 2012 and 2013. Whatever the year, the measurements of the leaf water potential of the brambles were always significantly lower at midday (-2.45 ± 0.012 MPa, p-value < 0.001) than predawn (-0.62 ± 0.021 MPa, p-value < 0.001). In addition, a seasonal effect was recorded with values that

were always significantly lower after the dry period (-1.66 ± 0.04 MPa, p -value < 0.001) than before the dry period (-1.40 ± 0.03 MPa, p -value < 0.001) (**Fig.4.6**).

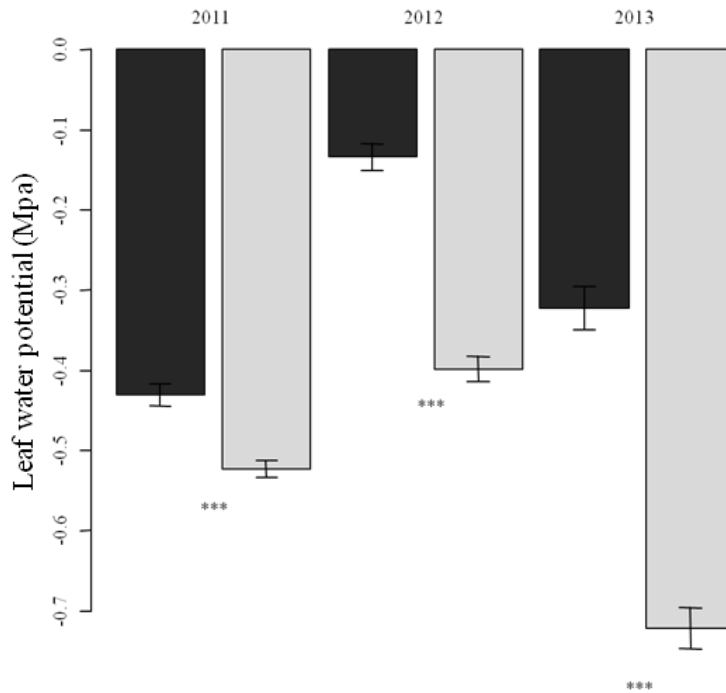


Figure 4. 6 Means leaf water potentials measured at predawn during July 2011,2012 and 2013 in the different treatments applied on the fallow (grey) and the dry grassland (black) of the « Coussoul d'Ase » in the La Crau plain (south eastern France).

The effects of our treatments significantly differed from each other during the 3 years of the study (p -value < 0.001) with a significant 'treatment effect' (-0.62 ± 0.01 MPa) in relation to the dry grassland (-0.35 ± 0.03 MPa) on the measurements recorded predawn and at midday (-2.44 ± 0.02 MPa & -2.51 ± 0.07 MPa, p -value < 0.001), but which in fact should be analysed in function of the year, the season and the period of the day (**Table.4.3**).

Table 4. 2 Results of linear mixed models testing the effects of each treatment and their interactions of two and three treatments on the leaf water potential of *R. ulmifolius* from 2010 to 2013, in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor (one treatment or an interaction between two or three) was considered, others being placed as random factors (p-value <0.001 ***, p-value <0.01: **, p-value <0.05: *, NS ; not significant).

		leaf water potential	
	Chisq	df	pvalue
Shrub clearing	2.56	1	NS
Draining	0.21	1	NS
Grazing	6.05	1	NS
Shrub clearing & Grazing	14.7	3	**
Draining & Grazing	6.67	3	NS
Shrub clearing & Draining	6.6	3	NS
Shrub clearing & Draining & Grazing	21.9	7	**

1.22.2.1. *Impact of treatment on the leaf water potential of the bramble recorded after the grazing period and before the summer drought period.*

- Predawn

From July 2011, 8 months after the beginning of the experimentation, significant differences between the treatments were recorded. Water stress was significantly lower for the brambles of the dry grassland compared to the control and to each of the other treatments applied in the fallow. The brambles of the non-grazed treatment, not drained but cleared show significantly lower water potential than those recorded with all the other treatments. The non-grazed and cleared brambles (-0.59 ± 0.029 MPa, p-value < 0.001) and those non-drained and cleared (-0.58 ± 0.025 MPa, p-value < 0.001) were significantly more highly stressed, with very low water potential values. In July 2012, the dry grassland brambles were again significantly less stressed than those of the fallow, whatever the treatment applied. Finally, in July 2013, the leaf water potential values of the dry grassland showed that the brambles were always less stressed (-0.32 ± 0.03 MPa) than those of the brambles of each treatment applied to the fallow (-0.72 ± 0.03 MPa, p-value < 0.001). In this area, only the non-

grazed, non-cleared and non-drained treatments gave significantly higher values (-0.55 ± 0.026 MPa) than the grazed, non-drained and cleared treatments (-0.83 ± 0.076 MPa).

- Midday

In July 2011, at midday, no difference was recorded between the leaf water potential of the brambles with each treatment, the dry grassland and the control. In July 2012, two years after the application of the treatments, a grazing effect was recorded. The grazed, drained and non-cleared treatment areas (-2.14 ± 0.09 MPa) showed leaf water potential values that were significantly higher than those of the other non-grazed treatments, whether drained or not (-2.60 ± 0.08 MPa), cleared or not (-2.61 ± 0.13 MPa). In July 2013, the same results were recorded. For the grazed treatments, the leaf water potential values recorded were significantly higher than for the non-grazed plots (-2.04 ± 0.07 & -2.27 ± 0.24 MPa).

1.22.2.2. Impact of the summer drought period on the effects of the different treatments on the leaf water potential of the bramble

- Predawn

From September 2011, significant effects of our treatments were recorded predawn. The brambles present in the dry grassland were at that time less stressed (-0.20 ± 0.02 MPa) than those with the grazed, non-drained treatment, whether cleared (-0.43 ± 0.04 MPa) or not (**Fig.4.7**). Nevertheless, when the plot was grazed and drained, the water stress of the brambles was not significantly different from cases where the plot was neither grazed nor drained. The clearing did not have a significant effect in September 2011. No treatment effect was recorded in September 2012. In September 2013, only the dry grassland presented water stress significantly lower than that of the treatments that were then not significantly different from each other.

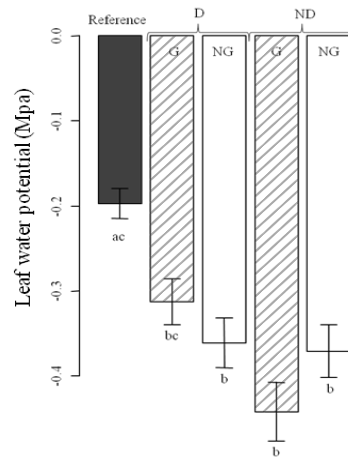


Figure 4. 7 Means leaf water potentials measured at predawn during September 2011 in drained or not drained treatments (D, hatched ; ND: white), grazed or not (G: hatched, NG: white) and in the dry grassland (the reference) of the « Coussoul d'Ase » (black) in the La Crau plain (south eastern France). (***: p-value < 0.001).

- Midday

At midday, in September 2011, a significant clearing effect was recorded. The brambles of the cleared plots, whether drained or not grazed or not, were significantly more stressed (-2.58 ± 0.05 MPa) than the other brambles (-2.28 ± 0.06 MPa), but no difference was recorded between the cleared treatments (-2.58 ± 0.05 MPa) and the dry grassland (-2.60 ± 0.17 MPa, p-value < 0.001) (**Fig.4.8a**). In September 2013, the action of grazing alone resulted in a diminution of the water stress of the bramble (-2.42 ± 0.07 MPa) compared to those of the non-grazed plots (-2.65 ± 0.07 MPa) (**Fig.4.8b**).

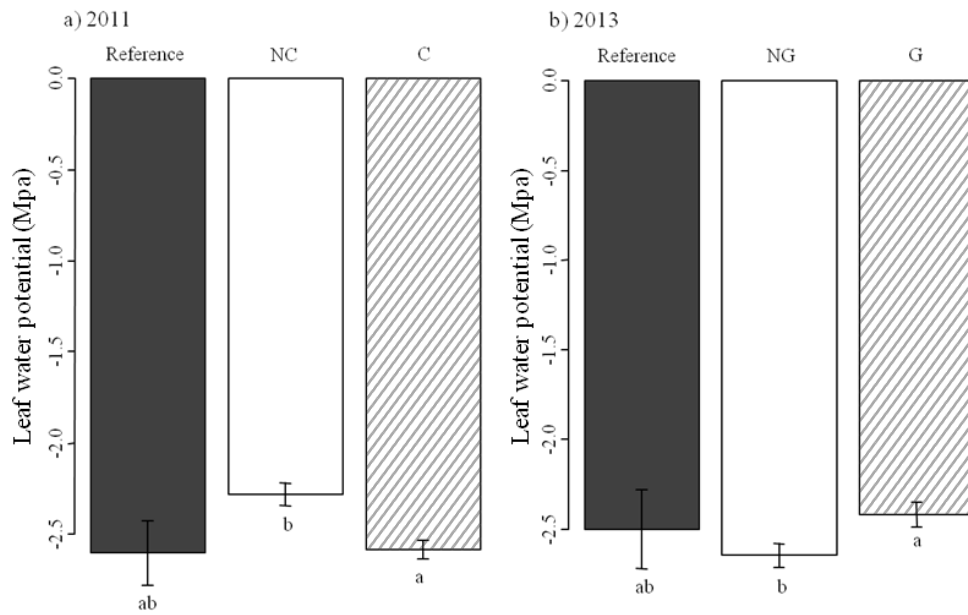


Figure 4. 8 Means leaf water potentials measured at midday during September a) 2011 in cleared or not cleared treatments (C: hatched ; NC: white), b) 2013 in grazed or not grazed treatments (G:hatched , NG: white) and in the dry reference grassland (black) of the « Coussoul d'Ase » in the La Crau plain (south eastern France). Letters indicated significant differences between treatments for p-value < 0.001.

1.22.3. Morphological traits of the bramble

No significant effect of the study year was recorded on the diameter of the shoots and the number of their leaves. Whatever the year considered, the diameters and number of leaves of the shoots of the dry grassland were always significantly lower than those of the fallow, whatever the treatment applied (**Table.4.3**).

The action of grazing alone, clearing alone and their combined impact resulted in significant differences between the diameters of the shoots and the number of leaves, which were then significantly lower when the brambles were grazed and / or cleared (**Table.4.4**).

In contrast to recorded measurements of the diameter and the number of leaves of the shoots, a year effect on the number of flowers was recorded. The flowering of the brambles,

for all treatments taken together, was significantly lower in 2011 (**Table.4.3**). Nevertheless, the number of flowers recorded on the shoots of the dry grassland was not significantly different from that of the fallow plots in 2011, whatever the treatment applied. Between 2011 and 2013, clearing resulted in a significant reduction of the number of flowers per shoot, from 3.56 ± 0.34 when the shoot was not cut to 1.49 ± 0.31 after clearing, as with grazing, from 3.05 ± 0.37 flowers on the non-grazed shoots to 1.98 ± 0.31 flowers on the shoots of grazed plots (**Table.4.4**). The combined action of these two treatments with draining of the plots also significantly diminished the number of flowers per shoot (**Table.4.4**).

Table 4. 3 Results of linear mixed models testing the effects of factors « years » and « treatment » on *Rubus* shoot diameters, number of leaves and flowers, Maximum height of *Rubus* and herbaceous vegetation, *Rubus* and herbaceous vegetation cover from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor was considered, others were chosen as random factors (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01: **, p-value < 0.05: *).

Variables to explain	Fixed factors								
	"year"			"area"			"treatment"		
	Chisq	df	pvalue	Chisq	df	pvalue	Chisq	df	pvalue
Diameter of <i>Rubus</i> ' shoot	0.3822	2	NS	20.261	1	***	23.517	7	***
Number of <i>Rubus</i> leaves	1.45	2	NS	44.278	1	***	32.632	7	***
Number of <i>Rubus</i> ' flowers	26.968	2	***	0.1471	1	NS	39.051	7	***
Maximal Height of <i>Rubus</i>	1.0545	2	NS	12.969	1	***	132.39	7	***
Cover of <i>Rubus</i>	4.6834	2	NS	27.095	1	***	74.657	7	***
Maximal Height of Vegetation	24.361	2	***	15.536	1	***	178.64	7	***
Cover of Vegetation	7.9426	2	*	21.806	1	***	24.434	7	***

Table 4. 4 Results of linear mixed models testing the effects of each treatment and their interactions on the Maximum height of herbaceous vegetation and *Rubus*, vegetation and *Rubus* cover, *Rubus* shoot diameters and numbers of *Rubus* leaves and flowers from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each model, a fixed factor (one treatment or a interaction between two or three) was considered, the others were chosen as random factors (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01: **, p-value < 0.05: *, NS; no significantly effect).

	Maximum height of vegetation			Maximum height of <i>Rubus</i>			Vegetation cover			Rubus cover		
	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value	chisq	df	p value
Scrub-clearing	139.71	1	***	103.78	1	***	9.2127	1	**	53.402	1	***
Drying	0.0146	1	NS	0.7444	1	NS	5.0902	1	*	6.1787	1	*
Grazing	0.01	1	NS	0.1318	1	NS	0.0278	1	NS	8.8476	1	**
Scrub Clearing x Grazing	176.96	3	***	119.54	3	***	10.879	3	*	66.832	3	***
Drying x Grazing	10.874	3	*	6.0652	3	NS	9.47	3	*	14.826	3	***
Scrub- Clearing x Drying	140	3	***	104.58	3	***	21.374	3	***	60.972	3	***
Scrub clearing x Drying x Grazing	178.64	7	***	132.39	7	***	24.434	7	***	74.657	7	***

	Diameter of <i>Rubus</i> shoot			Number of <i>Rubus</i> leaves			Number of <i>Rubus</i> flowers		
	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value
Scrub-clearing	14.216	1	***	0.6354	1	NS	22.975	1	***
Drying	2.8371	1	NS	2.5312	1	NS	0.5991	1	NS
Grazing	6.9844	1	**	3.0666	1	NS	6.5206	1	*
Scrub Clearing x Grazing	20.716	3	***	12.98	3	**	35.63	3	***
Drying x Grazing	9.7911	3	*	5.7231	3	NS	7.2219	3	NS
Scrub- Clearing x Drying	16.96	3	***	16.38	3	***	26.102	3	***
Scrub clearing x Drying x Grazing	23.517	7	**	32.632	7	***	39.051	7	***

The height of the herbaceous vegetation was positively correlated with that of the bramble while the coverage was inversely correlated ($t_{142}=16.7546$, $r=0.82$, $p\text{-value} < 0.001$ & $t_{142}=-9.1234$, $r=-0.61$, $p\text{-value} < 0.001$). In addition, if the rate of coverage of the herbaceous vegetation was always significantly higher in the dry grassland ($75 \pm 1.44\%$ & $19.13 \pm 1.65\%$), the

coverage by brambles was always higher in the fallow plots, whatever the treatment applied (62.55 ± 2.43 % and 24.44 ± 1.55 %).

The cleared and grazed plots, whether drained or not, have bramble coverage rates and heights (vegetation and brambles) that are significantly lower than those of other treatments (**Table.4.5**). Draining did not have any effect on the height of the herbaceous vegetation or of the brambles but resulted in a significant diminution of the coverage rates of the herbaceous vegetation and an increase in that of the bramble (**Table.4.4**). These two treatments no longer had an impact when the draining was coupled with grazing and / or clearing. The clearing action alone resulted in a significant increase in the coverage of the herbaceous vegetation, while diminishing that of the bramble and the maximum height of the herbaceous vegetation (**Table.4.4**). The action of grazing alone induced a significant reduction of the coverage rates of the bramble (**Table.4.4**, *Rubus* cover G : 57.13 ± 3.64 & NG : 68.17 ± 3.096 %, p-value < 0.01).

Table 4. 5 Results of linear mixed models testing the effects of the factors “year”, “period of the year”, “period of the day”, “treatment” and of their interactions on the Water Leaf Potential of *R. ulmifolius* from 2010 to 2013 in the Crau plain (south eastern, France). For each linear mixed model, one fixed factor was considered, others singles being placed as random factors (p-value < 0.001 ***, p-value < 0.01**).

Factors	Chisq	df	p value
Year	77.589	2	***
Period of the year	126.63	1	***
Period of the day	2828.1	1	***
Treatment	22.34	8	**
Treatment x Year	137.47	26	***
Treatment x Period of the day	2870.5	17	***
Treatment x Period of the year	2882.1	3	***

1.22.4. Analyses of photosynthetic radiation

The action of clearing alone and that of grazing always induced a significant increase in PAR values ($M \pm SEM$; C : 587.15 ± 12.9 & NC : 126.6 ± 4.15 ; G : 480.56 ± 14.24 & NG : 233.18 ± 14.24 , **Fig.4.9**). On the other hand, draining plots did not result in significant differences.

The grazed cleared plots, whether drained or not, showed significantly higher PAR values (**Fig.4.9**). The PAR values also fluctuated significantly over the course of the same year. Thus, whatever the year, the PAR values were significantly higher in the cleared and grazed plots, whether drained or not, after the grazing period (**Fig.4.9**). The PAR values were thus significantly lower during the drought period from June to September (**Fig.4.9**), reflecting a continuous increase in the shoots even during the summer drought period. Finally, the PAR values of the cleared plots, grazed or not, drained or not, were always significantly higher than those of all the other plots (**Fig.4.9**). From March to June, the action of grazing on the PAR values diminished over the three year period. Positive in 2011, the grazing action alone no longer had any effect in 2012, and even resulted in the decrease of the PAR in 2013. From September to November, the rise in PAR values during the autumn period corresponds to the fall of the leaves of this semi-persistent species. These values remained stable during the winter period from November to February, even after the application of the annual clearing at the end of October.

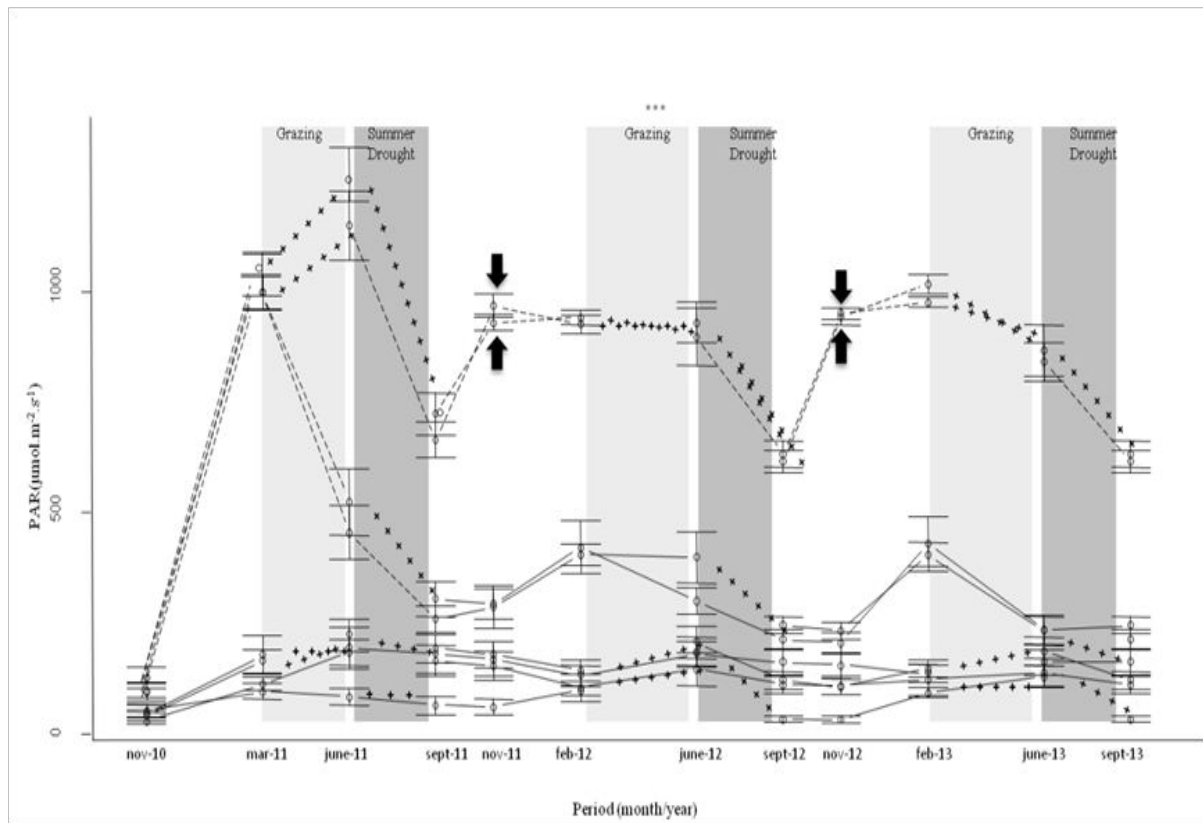


Figure 4. 9 Evolution of Photosynthetic Active Radiation ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) from November 2010 to September 2013 in the different treatments in the “Coussoul d’Ase” in the La Crau plain (south eastern France). The dashed lines indicate clearing in November 2010. + indicate that during the grazing period (light grey) and / or the period of summer drought (dark grey), plot were grazed and / or drained by trenching. The arrows indicate when the brush was made (***: p value <0.001).

1.23. Discussion

On the basis of the study of the leaf water potential, the photosynthetic radiation and the different morphological traits, the aim of our study was to understand the impact of changes in disturbance regimes and water resource levels on a native invasive scrub species (Tighe et al. 2009), the bramble *R. ulmifolius*. We have sought to discriminate the impact of these factors in order to better understand the mechanisms involved in its colonization dynamic with the ultimate aim in terms of application of controlling its spread.

Our main hypothesis was that the combined actions of annual clearing, the draining of plots and of mixed grazing of sheep and goats would result in higher water stress on the bramble, characterised by a decrease in the leaf water potential values, in particular in September, after the periods of spring grazing and summer drought.

Classically, our results have shown diurnal diminution of the leaf water potential values (Aussenac 1985). At midday, the water stress was significantly higher than predawn, and this difference was significantly greater after the summer drought period. During the day, the leaf water potential values declined to reach their lowest value during the midday depression, from 13h to 14h (Aussenac & Granier 1978).

The bramble is a species that possesses a highly developed root system (Amor 1972; Bruzzese 1998; McDowell 2002) enabling it to maintain a high leaf water potential (≥ -1.0 MPa, Caplan & Yeakley 2010) during periods of water stress (Amor 1972; Bruzzese 1998; McDowell 2002). In our study, at midday, all the water potential values recorded, whatever the year and the treatment, were always higher than -1.0 MPa. The presence of this highly developed root system thus enabled constant access to water resources even when the plots have been drained (Caplan & Yeakley 2010). The resistivity measurements recorded in the soil showed that the conglomerate substrate present below 70 cm depth presented lower values for the most part in the fallow compared to the dry grassland, confirming the circulation of water at depth for this area. Finally, whatever the period, the year and the treatment, the values recorded predawn (≥ -0.2 MPa) always indicated the high availability of water in the soil (Caplan & Yeakley 2010), whatever the treatment applied.

Nevertheless, our treatments induced significant changes in leaf water potential values in function of the year, the season and the time of day when the measurements were taken in the fallow. The opening up of the environment through clearing (whether only carried out in 2010 or every year) resulted in a significant increase in the water stress on bramble shoots, whereas grazing, as applied here, led to a decrease that was particularly marked before the summer drought period at midday. The reduction of the water stress through grazing at midday suggests the low impact of grazing on the bramble. The bramble is not the priority species grazed by sheep. When they have the choice, sheep consume in preference more appetising grasses, and water is available for the bramble. Only restricted

areas and a relatively long grazing time would force the sheep to consume the bramble (CERPAM 2010).

The reactions to the disturbances and stress tested in this experiment are specific to the species studied (Caplan & Yeakley 2010). The trampling related to grazing gives rise to a situation of stress both for the soil and for the vegetation. Heavy trampling may thus limit the spread and / or the emergence of new species in particular by increasing the temperature of the soil and reducing its water potential (Kobayashi et al. 1997; Loucougaray 2003). Although grazing did not result in the reduction of water potential values, it did have an impact, as did clearing, on the morphological traits recorded in the bramble. Alone or combined, these two treatments induced a significant decrease in the diameter of the shoots and the number of leaves on each one, of the coverage and the mean height of the brambles.

Only annual clearing coupled with grazing resulted in significant destruction of the above-ground biomass of the brambles during the three years of the study, as it was attested by the significant increase in the photosynthetic active radiation and the reduction of the coverage and the height of the brambles, as well as those of the herbaceous vegetation. The destruction of the above-ground biomass of the brambles is favorable for certain less robust species (McEvoy et al. 2006) which might then recolonise the areas newly made available. An increase in the coverage and the diversity of the vegetation is then recorded (Masson et al. 2014). Similar results have been evidenced during a study carried out in a forest in Ireland (McEvoy et al. 2006), where each opening up of the environment, characterized by stronger light radiation, enabled smaller less competitive species to survive (McEvoy et al. 2006).

In the Crau plain, after only three years of monitoring, it would appear however that in order to maintain the environment open, clearing and grazing should be carried out annually. The action of clearing alone carried out in 2010 led rapidly to a gradual diminution of the light radiation. Numerous studies have also provided evidence that grazing resulted in a reduction of the plant cover, and in the case of the bramble, cattle grazing reduced it by 30 to 50% (Uytvansek & Hoffmann 2009). In our study, with the load and the choice of animal species used, we were unable to obtain similar results in particular because of the bramble's capacity for growth during the summer period in the absence of the flocks. Similarly, the annual

renewal of clearing did not eliminate the shoots creeping on the soil that were difficult of access for the action of consumption by sheep over the years.

The draining of the soil resulted in a significant reduction in the rate of coverage by herbaceous plants, but was beneficial for the development of the bramble whose coverage increased significantly. Interspecific competition is therefore important. In the Crau plain, water infiltration causes changes within the steppe plant community, favoring the recruitment of species such as *B. phænicoides* which then develop at the expense of the steppe species (Masson et al. 2014). This new study thus highlights the fact that the action of draining alone, although necessary for the purpose of restoring the steppe plant community, involves certain risks and may prove counterproductive. Our results show however that this action is annulled when it is coupled with grazing and clearing. The bramble coverage is then affected and decreases in contrast to that of the herbaceous vegetation, which increases.

Our results thus confirm the polymorphic character of the bramble (Jordano 1984) which is capable of adapting to a wide range of situations of stress by modifying its basic metabolisms, in particular with regard to water stress (Caplan & Yeakley 2010). Caplan (2009) showed that in order to be more competitive, *R. armeniacus* presented a more extensive root system, as well as larger shoots than other native species of *Rubus*. These adaptations allow the attenuation of too severe drops in water potential by drawing water deeper down or by stocking a larger quantity of water in its shoots (Caplan & Yeakley 2010). In xeric environment, competition for the water resource is strong. It may result in alterations in survival strategies, growth rate and reproduction patterns of species (Begon et al. 1986; Keddy 1989). In this study, the polymorphism of the bramble and its capacity for adaptation have again been underlined. On one hand, the bramble presents larger shoots under highly xeric conditions and on the other hand, in presence of *B. phænicoides*, its size is smaller and the number of leaves greater. The results suggest too that in the absence of grazing and / or clearing, the intra-specific competition between bramble plants, whether direct or indirect, may play a major role and that its impact may have been stronger than that induced by our treatments. In future, the effects of intraspecific and interspecific competition should also be taken into account before any intervention on the bramble in order that the real favourable impact may be measured for the benefit of the richness and diversity of the herbaceous plant formations to conserve or restore.

1.24. Perspectives

The diurnal variations reflect the activity of the stomata of a plant (Aussenac & Granier 1978). They generally range from 3 to 4 bars for species exhibiting effective control of water losses (Aussenac 1985). In this study, although *R. ulmifolius* would appear to maintain high leaf water potential values predawn, until the end of summer, the diurnal variations of this potential remain high (as much as - 4.6 MPa during the midday depression, or a variation of more than 20 bars). It would thus appear of interest to study parameters such as the stomatic resistance, the transpiration and the stomatic conductance in order to better understand the mechanisms that slow down the metabolism of *R. ulmifolius*.

1.25. Conclusion

In this study, we have attempted to discriminate the effects of different regimes of disturbance and water stress on *R. ulmifolius*. Although differences were recorded, our results did not evidence one factor having a preponderant effect either at eco-physiological or morphological level. The impact was different in function of the year, the time of day and the time of year. Thus if clearing generally resulted in an increase in water stress, the impact of grazing alone at midday reduced it. Draining had very little significant effect on eco-physiological measurements. From the morphological point of view, the cleared and grazed brambles presented smaller shoots with fewer leaves. The coverage and height of the bramble were also reduced by the action of these 2 treatments. In contrast, draining alone was beneficial for the bramble coverage and reduced that of the herbaceous vegetation. Coupled with clearing and/or grazing, this effect was however no longer recorded. Finally, when controlling the presence of a species in an environment is sought, its eradication may be an opportunity for other species. It is thus important to include the control of this species in an overall management programme involving the regeneration of native species (Mazzolari et al. 2011).

Discussion générale

L'objectif général de cette thèse était de contribuer à une meilleure compréhension du rôle de l'hétérogénéité spatiale (composition), des régimes de perturbations et de stress sur les causes et conséquences de l'envahissement des communautés végétales de pelouses sèches méditerranéennes par *R. ulmifolius*.

Nous avons ainsi replacé ce phénomène dans le cadre de la théorie de la hiérarchie (**Introduction Générale**, Allen & Starr 1982) sous l'hypothèse que les éléments constituant la matrice paysagère (n+1) contraignent l'envahissement (**Chapitre 1**) et que les éléments du niveau n-1, les ronciers, font émerger des propriétés au niveau n, la communauté végétale steppique (**Chapitre 2**).

Face à la variabilité des conditions abiotiques et biotiques ainsi que des caractéristiques morphologiques et physiologiques de cette espèce, des études expérimentales s'avéraient nécessaires (**Chapitre 3 & 4**). De plus, la restauration écologique grâce à l'utilisation de sites ateliers permet d'acquérir des connaissances aux différents niveaux d'organisation du vivant (**Chapitre 3 & 4**) tout en contribuant au développement de programmes de gestion et/ou restauration (**Chapitre 3**) (Bradshaw 1987).

Dans un premier temps, je présenterai la contribution de mes travaux à la compréhension du phénomène biologique qu'est l'envahissement de la plaine de la Crau par la ronce, pour chaque niveau d'organisation étudié. Puis dans un second temps, les apports en matière de restauration écologique de la plaine de la Crau seront discutés en proposant d'éventuelles méthodes de gestion.

D.1 Contribution à la compréhension du phénomène d'envahissement par une espèce apophyte

La colonisation d'une espèce dans le pool d'espèces local peut avoir des répercussions sur le recrutement et la composition des autres espèces notamment quand celle-ci a des effets majeurs dans le fonctionnement de l'écosystème de par sa biomasse (cas de la ronce) ou de fonctions "clés" (fixation de l'azote atmosphérique des fabacées par exemple) (**Chapitre 2**). Evaluer les causes (**Chapitre 1**) et les conséquences (**Chapitre 2**) sur la communauté végétale peut potentiellement donner la direction des interventions de conservation et de restauration écologique (**Chapitres 3 & 4**).

D.1.1 Les enjeux du paysage sur la dynamique de *R. ulmifolius*

Des mises en cultures temporaires et l'augmentation des superficies de zones irriguées ont entraîné et entraînent encore actuellement la destruction et/ou des modifications de la steppe originelle. La dynamique de colonisation de la ronce est influencée non seulement par des changements d'usage survenus au sein de la végétation steppique (période de culture) mais également dans la matrice paysagère (accroissement de la surface en prairies irriguées et cultures) (**Chapitre 1**). Les effets de ces perturbations anciennes et de la levée du stress hydrique ne se cumulent cependant pas. En effet, les infiltrations hydriques entraînent également des changements de composition (augmentation des espèces compétitrices **Chapitre 2**) de la strate herbacée dont l'accroissement du recouvrement du *B. phænicoides*, qui tamponnent les effets d'une mise en culture temporaire (rudéralisation de la communauté végétale, **Chapitre 2**).

L'analyse du paysage à partir de photographies aériennes a permis d'étudier le phénomène sur une échelle plus large que celle de la parcelle (**Chapitre 1**). Phénomène récent (une trentaine d'années), l'embroussaillage touche ainsi des parcelles anciennement cultivées et/ou soumises à des infiltrations hydriques (**Chapitre 1**). Cette étude souligne une fois encore l'importance des contingences historiques dans la trajectoire des successions secondaires (Young et al. 2005; Fukami et al. 2005). Les événements pouvant être considérés comme stochastiques - ici la mise en culture - sont à l'origine de changements dans la trajectoire successionale de la steppe (Chase 2003; Fukami et al. 2005; Ejrnæs et al. 2006;

Trowbridge 2007; Körner et al. 2008; Collinge & Ray 2009; Fukami & Nakajima 2011; Wainwright et al. 2012; Kardol et al. 2012). Selon le concept du *Land Mosaic Model*, composition et structure du paysage jouent un rôle crucial dans les processus écologiques (Forman & Godron 1986; Turner 1987; Keddy 1992; Dumas 2006). Nous avons abordé les effets du paysage sur l'envahissement de la plaine de la Crau via la composition du paysage à savoir la présence et l'abondance des types de tâches et non via sa configuration (la distribution et l'arrangement des tâches spatiales entre elles) (McGarigal et al. 2002). Bien que prises en compte, les distances aux canaux et aux zones irriguées n'apparaissent pas, ici, comme des facteurs déterminants. De nombreuses études soulignent néanmoins l'importance de la configuration de la composition paysagère sur les communautés végétales (l'assemblage des tâches d'habitats, les métriques telles que les longueurs des interfaces, la taille des habitats...) (Bascompte & Rodriguez 2001; Hersperger & Forman 2003; Hendrickx et al. 2007; Concepcion et al. 2012; Duflot et al. 2014).

Dans notre étude, les distances considérées (distance aux canaux et aux zones irriguées) ont été calculées à partir du centroïde de chaque parcelle. Plus la parcelle est grande, plus la distance aux canaux est forte, et donc plus la colonisation sera lente car à une échelle plus large, les phénomènes sont plus lents. Ainsi que démontré pour une autre espèce de ronce, *R. discolor*, par Williams et al. (2006), la colonisation par *R. ulmifolius* débute au bord des parcelles irriguées. Ici, c'est donc l'interface et sa longueur entre la parcelle et la zone irriguée qui sont à prendre en compte, et non la distance entre le centre et la zone irriguée.

Les relations entre le paysage et la dynamique des ronciers ont été étudiées dans un rayon de 500 m qui est considéré comme pertinent dans de nombreuses études traitant des relations plante/paysage. L'étude au niveau paysager a mis en évidence la difficulté de hiérarchiser les facteurs responsables d'un processus écologique impliquant plusieurs niveaux d'organisation. Ce constat souligne l'intérêt d'une approche intégrative (multi-échelles, multi-disciplines ou encore multi-taxons).

La fragmentation du paysage entraîne la réduction de la surface des habitats naturels et semi-naturels ainsi que l'isolement et la qualité écologique des fragments relictuels de la steppe (Forman & Godron 1986), exprimés par un accroissement de l'hétérogénéité (Gaignard 2003). La steppe de par sa forte exploitation a vu sa superficie originelle réduite à plus de 80 % (Dutoit et al. 2013). Aujourd'hui, il ne subsiste que 10500 ha de surface steppique

(**Chapitre 1**). Le plus grand fragment restant se situe au centre et s'étend sur 6500 ha (Gaignard 2003). De manière générale, la fragmentation des habitats augmente le nombre d'interfaces entre différentes tâches. Les déplacements des plantes, plus complexes que ceux des animaux, demandent l'intervention d'un vecteur comme disperseur (Damschen et al. 2008). La présence accrue de corridors permet des mouvements de migrations et la colonisation des tâches adjacentes (Concepcion et al. 2012; Duflot et al. 2014). Les oiseaux ont donc pu utiliser les talus, les buttes ou encore les tas de galets comme perchoirs ("perch effect", Debussche et al. 1982) et permis la dispersion des graines de *R. ulmifolius*, qui est de plus une espèce connue pour être retrouvée entre autres sur les bordures des écosystèmes méso-xériques forestiers. Ces bordures sont aussi un indicateur de la fragmentation *per se* des habitats, et peuvent donc avoir un effet négatif sur la biodiversité en créant des effets lisières altérant leur qualité (e.g. la présence de vergers entourés de haies non entretenues au voisinage direct des tâches relictuelles de végétation steppique, Le Cœur et al. 2002). Nos résultats ne confirment cependant pas cet effet: une augmentation de l'envahissement de la steppe par la ronce n'est en effet pas corrélée à une augmentation de l'hétérogénéité au sein des parcelles des neuf sites que nous avons étudiés dans la plaine de Crau entre 1992 et 2008.

D.1.2 Envahissement et communauté végétale steppique

L'organisation de la diversité peut être abordée par une approche spécifique ou une approche fonctionnelle. L'approche spécifique se basant sur la notion de richesse spécifique, est la plus communément utilisée dans le cadre de la restauration écologique (May 1975). Elle est susceptible de refléter certaines fonctions d'un écosystème. Par exemple, de nombreux travaux ont mis en évidence une corrélation positive entre richesse spécifique et bon fonctionnement et/ou stabilité écosystémique (Ehrenfeld & Toth 1997; Hooper et al. 2005; Tilman et al. 2006). Cependant ces résultats ont souvent été remis en question en raison du rôle "clé" joué par certaines espèces (Brown 1995; Stone 1995; Naeem et al. 1996; Grime 1998; Bakker et al. 2000). Bien que l'approche traits fonctionnels permette de regrouper les espèces en fonction de caractéristiques morphologiques et/ou éco-physiologiques, nous avons choisi dans un premier temps de nous concentrer sur l'approche spécifique, en raison de la rareté de l'association des espèces retrouvées dans la plaine de la Crau (**Chapitre 2**) en considérant la communauté comme un ensemble d'espèces cibles (espèces typiques de la steppe).

La structure et la composition de la communauté végétale dépendent pour partie, dans des écosystèmes où les contraintes sont relativement limitées, des interactions entre espèces voisines. Ces interactions potentiellement fortes nous ont donc conduit à étudier également la végétation herbacée à proximité directe des ronciers (**Chapitre 2**). Notre étude confirme aussi la faible régénération après perturbation (phase culturale) de cette communauté végétale steppique (Coffin & Lauenroth 1994; Coffin et al. 1996; Römermann et al. 2005; Buisson 2006; Coiffait Gombault 2011 ; Jaunatre 2012). Nous démontrons également qu'elle est sensible à des changements dans les régimes de stress, notamment à la levée du stress hydrique (**Chapitre 2**). En effet, la levée du stress hydrique en cours montre un impact plus néfaste qu'une mise en culture passée sur la communauté. La nouvelle disponibilité en eau favorise en effet la dynamique d'une espèce herbacée pérenne très compétitive, *B. phænicoides*. Indirectement, ce résultat confirme l'importance du stress hydrique sur la richesse et la composition des communautés herbacées des parcours méditerranéens (Fernández-Alés et al. 1993).

En complément à cette étude, nous avons utilisé une approche fonctionnelle simple de l'étude de la communauté végétale en nous basant sur les stratégies fonctionnelles C-R-S développées par Grime (1977) (**Chapitre 2**). Nous avons ainsi pu mesurer une diminution des espèces stress tolérantes typiques de la steppe au profit d'espèces plus compétitives ainsi qu'une rudéralisation des zones anciennement cultivées.

La présence de la ronce dans la plaine de la Crau est une conséquence des changements d'usage (**Chapitre 1**). Si l'installation de ronciers conduit à la disparition de la communauté végétale herbacée exprimée sous leur couvert, nous avons aussi mesuré qu'elle n'entraînait ni effet bénéfique (facilitation), ni effet négatif (compétition) sur la richesse spécifique à son voisinage immédiat. Néanmoins, des modifications dans la composition de la végétation ont été mesurées. Certaines espèces de la végétation steppique sont ainsi absentes du cortège floristique à proximité des ronciers, telles que *Anagalis arvensis* L., *Botriochloa ischaemum* (L.) Kuntze, *Bromus hordeaceus* L. et *Calamintha nepeta* (L.) Kuntze alors que d'autres sont plus abondantes (*Galium parisiense* L. et *Oxalis corniculata* L.). La ronce est connue pour sa capacité à capter une grande quantité de lumière (Balandier et al. 2006). Nos résultats sur le rayonnement photosynthétique actif corroborent cette assertion. Les faibles valeurs de PAR retrouvées sous les ronciers soulignent le fait qu'il ne reste qu'une faible quantité de lumière disponible à la végétation herbacée, limitant ainsi sa croissance. Comme

dans un système hiérarchisé, le microcosme créé par la ronce va contraindre la croissance de la plante herbacée entraînant une diminution de sa surface foliaire et de son activité photosynthétique (**Chapitre 4**).

D.1.3 *R. ulmifolius*, perturbations et stress

La dispersion des ronciers est favorisée par leur forte production de graines et de fruits de tailles variables (Jordano 1982, 1984) consommés essentiellement par les oiseaux frugivores et insectivores durant la saison de sécheresse estivale les carnivores et petits rongeurs, (Smythe 1970; Jordano 1982) qui augmentent son pouvoir colonisateur en favorisant sa dissémination.

Le potentiel invasif dépend de trois facteurs : le climat régional, les régimes de perturbations et les faibles capacités compétitives de la flore indigène (Lonsdale 1999). Une espèce est dite à fort pouvoir colonisateur lorsque son abondance est plus forte dans la communauté végétale perturbée que dans sa communauté végétale d'origine (Crawley 1987; Eckert et al. 1996). Dans la plaine de la Crau, la végétation herbacée est composée en très grande majorité d'espèces stress tolérantes annuelles (plus de 50% de la composition) (**Chapitre 2**) peu compétitrices. *R. ulmifolius* apparaît ainsi posséder un fort pouvoir colonisateur de par sa capacité à envahir préférentiellement les habitats perturbés ou là où une ressource est momentanément en excès, ici les infiltrations hydriques.

D'un point de vue éco-physiologique, les effets des changements de régimes de perturbations et de stress sur le potentiel hydrique de la ronce sont différents en fonction de l'année, du mois ou encore de la période de la journée. Néanmoins nous avons mesuré un stress plus élevé de la ronce (potentiel hydrique plus faible) après sécheresse estivale et ce de manière accrue lors de la dépression du midi. De manière générale, débroussailler les ronciers entraîne donc une augmentation du stress hydrique chez cette espèce au cours d'une journée (valeurs lever du jour/mi-journée significativement plus faibles) tandis que le pâturage seul n'entraîne cet effet qu'au cours de la dépression du midi. La pression de pâturage ne paraît cependant pas avoir été assez forte pour induire une augmentation de la température du sol via l'action du piétinement. Celle-ci aurait alors pu permettre une diminution du potentiel hydrique des ronciers au lever du jour car elle aurait favorisé la transpiration (Kobayaski et al. 1997; Loucougaray 2003). L'ouverture de la végétation par le pâturage à la suite du

débroussaillage permet d'augmenter la quantité de lumière arrivant jusqu'au sol. L'action combinée de ces deux traitements pourraient diminuer alors le potentiel hydrique du sol et donc des ronciers (Kobayaski et al. 1997). Le drainage du sol tel que nous l'avons réalisé dans notre étude n'a cependant conduit, quant à lui, à aucune augmentation significative du stress chez *R. ulmifolius*.

Le pâturage entraîne une amélioration de la qualité nutritive de la végétation en diminuant la biomasse sénescente, en maintenant les stades phénologiques jeunes par la défoliation (Richards et al. 1962; Hobbs 1999) et en augmentant les teneurs en éléments nutritifs du sol, dans notre cas oligotrophe (Holland & Detling 1990). D'un point de vue morphologique, les turions des ronciers pâturés et débroussaillés sont plus petits et composés de moins de feuilles. L'activité photosynthétique de la ronce serait donc diminuée par la réduction de la biomasse aérienne, entraînant une cascade d'effets métaboliques (augmentation de l'émission de chaleur, de la fluorescence, diminution de la fixation du CO₂) (McDowell 2002).

Nous avons constaté une diminution des valeurs de PAR au cours de l'été, traduisant une croissance estivale de la ronce même en condition de sécheresse estivale (**Chapitre 4**). Cette croissance peut être reliée à son système racinaire, qui lui permet de puiser l'eau en profondeur. Cette capacité est cependant limitée ici du fait de la présence d'un poudingue induré à 70-80 cm. Cette impossibilité de descendre en profondeur semble alors compensée par de très importants enracinements traçants comme l'ont révélés les profils de sols réalisés dans les zones de friches et avec infiltrations hydriques (**Introduction générale**).

La végétation steppique étant une végétation rase, la ronce, dont la préférence pour les milieux à fort ensoleillement a déjà été démontrée (Wehrle 1985), peut capter de grandes quantités de lumière, ce qui lui permet d'accroître la taille de ces turions même en période de sécheresse estivale. Fotelli et al. (2005) ont démontré que cette forte quantité de lumière et l'augmentation de la température de l'air sont favorables au développement de la ronce. Ce développement se faisant même au dépend de l'installation des semis de ligneux comme ceux du hêtre car la ronce absorbe plus d'azote durant cette période pour pallier les pertes photosynthétiques.

De fait, nos résultats laissent également supposer que *R. ulmifolius* pourrait être en compétition avec *B. phænicoïdes*. En effet, les recouvrements de cette espèce dominant les

zones soumises à infiltration hydriques sont négativement corrélés aux recouvrements et hauteurs de ronciers (**Chapitre 2 & 3**).

D.2 Gestion de l'envahissement et restauration écologique

D.2.1 A l'échelle de la plaine de la Crau

Avant d'entreprendre des travaux de restauration écologique, il est nécessaire de prendre en compte l'ensemble des connaissances acquises préalablement sur l'écosystème et son fonctionnement (Hobbs et al. 2001; Young et al. 2001) afin de pouvoir réellement espérer piloter la communauté végétale sur la trajectoire souhaitée. Nos travaux apportent des connaissances supplémentaires à celles accumulées au cours des 30 dernières années (Dutoit et al. 2013). Ainsi nous avons montré que l'inaction face à la colonisation de la ronce conduit, au niveau des communautés végétales herbacées, à une diminution de la richesse spécifique, à une rudéralisation des espaces anciennement cultivés et à la dominance d'une espèce de graminée *B. phænicoides* dans les surfaces soumises à une levée du stress hydrique (**Chapitre 2**). De même, à l'échelle parcellaire, la colonisation de la ronce réduit les surfaces de ressource herbagère accessible aux troupeaux d'ovins sur les parcours pastoraux.

Bien que la présence de la ronce puisse entraîner localement la destruction de la communauté végétale herbacée sous les ronciers et des modifications de composition en périphérie, ce sont les changements d'usages qui ont eu le plus grand impact sur la communauté végétale. La mise en culture et la présence d'infiltrations hydriques modifient la structure et la composition de la strate herbacée, entraînant secondairement la prolifération de *R. ulmifolius* et de *B. phænicoides*. La présence des arbustes influence les caractéristiques de la communauté végétale et des tâches colonisées (Arenas et al. 2006): diminution du recouvrement de la strate herbacée, meilleure fertilité du sol, meilleure mobilité des nutriments, variations dans le rapport C/N, pH plus faible (Maestre et al. 2009; Eldridge et al. 2011). En modifiant localement les conditions environnementales, le fonctionnement de la communauté végétale et donc de l'écosystème est bouleversé, altérant la qualité des services écosystémiques. Les plantes voisines sont alors en compétition pour les ressources limitantes du milieu. Cependant, un habitat plus hétérogène (en habitats et en ressources) peut accueillir un plus grand nombre d'espèces qu'elles soient natives et/ou exotiques (Chapin et

al. 2000). Les phénomènes de coexistence et de compétition (*R. ulmifolius* et *B. phoenicoïdes*), peuvent être ainsi favorisés par l'hétérogénéité spatiale (Levin 1992).

A court terme, les moyens de restauration testés ne permettent pas le retour à la communauté végétale de référence (**Chapitre 3**). Les résultats de nos travaux soulignent donc, une fois encore, le caractère déterminant des contingences historiques (**Chapitre 1**): les perturbations passées (mises en cultures) ont encore un impact sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes et ce même 30 années après abandon et retour de l'activité pastorale (Romërmann et al. 2005; Jaunatre 2012; Dutoit et al. 2013). La difficulté de recréer à court terme la succession des événements passés, qui ont permis la création et le maintien de l'écosystème de référence, peut donc expliquer le peu de récupération et/ou le non retour de l'intégrité de la communauté végétale suite aux travaux de restauration écologique. Le caractère exogène, la stochasticité des perturbations et des levées de stress de nature anthropique (cultures, infiltrations hydriques) sont à l'origine des différentes trajectoires prises par une communauté pourtant soumise originellement aux mêmes régimes de perturbations endogènes (pâturage, régimes de feux pastoraux récurrents) intégrés au fonctionnement de l'écosystème (Young et al. 2005; Fukami et al. 2005).

Dans le contexte des changements globaux, le développement de modèles prédictifs est un moyen privilégié pour anticiper les pertes et conserver la biodiversité. Ils concernent cependant et avant tout de larges échelles spatiales (e.g. bassin méditerranéen). Grâce au cadre qu'offre la restauration écologique avec l'utilisation de sites ateliers, nous avons augmenté nos connaissances en matière de prédiction de ce phénomène dans la plaine de la Crau. La communauté végétale steppique ne peut être restaurée uniquement en effectuant un contrôle de la ronce à l'échelle de la parcelle même avec un régime de perturbations très fort (débroussaillage et pâturage mixte ovin/caprin pendant trois années). La restauration écologique doit concerner l'ensemble du territoire et notamment la matrice paysagère adjacente aux dernières parcelles de végétation sub-steppique.

Pour limiter l'expansion de la ronce dans la plaine de Crau et dans le cadre réglementaire d'une réserve naturelle nationale (Wolff 2010), des techniques durables doivent être proposées aux gestionnaires. Le pâturage ovin extensif est une méthode qui s'accorde avec les objectifs de conservation de la communauté végétale steppique (Buisson & Dutoit 2006). De nombreuses études ont en effet déjà souligné que la conduite du pâturage dans la plaine

de la Crau permettait de maintenir une richesse spécifique élevée mais aussi un changement de composition de la végétation, tendant vers la végétation steppique de référence dans le cadre de la restauration d'anciennes friches culturelles (Coiffait-Gombault 2011; Jaunatre 2012).

Comme nous l'avons mesuré (**Chapitre 3**), les effets de l'action unique du pâturage ne correspondent pas à la restauration de l'intégrité de la formation végétale herbacée et donc du contrôle de l'expansion de la ronce. Néanmoins la combinaison pâturage/débroussaillage annuel montre des premiers résultats prometteurs en matière de restauration: la composition végétale se rapproche alors de celle de la steppe originelle et une augmentation de la richesse et de la diversité spécifique est mesurée. Le débroussaillage réalisé ponctuellement et même annuellement n'est pas non plus une opération suffisante pour réduire le taux de recouvrement de la ronce. En effet, si les brebis consomment la ronce lors de la première année, de par l'appétence des turions non lignifiés, la forte croissance estivale de la ronce lui permet quand même de se maintenir et de se développer en superficie (Masson obs. pers.). Avec une seule intervention annuelle de débroussaillage, les buissons deviennent peu à peu impénétrables aux ovins, les turions rampants ne sont plus accessibles aux ovins ni aux lames de la débroussailleuse. Cette expansion du recouvrement de la ronce en surface, même avec les régimes de perturbations les plus forts, est attestée par une diminution du rayonnement photosynthétique actif sous les ronciers au fil des années (**Chapitre 4**).

Enfin, l'action du drainage du sol tel qu'il a été réalisé n'entraîne pas les effets escomptés. Seul, il permet une augmentation du recouvrement de la ronce tout en diminuant celui de la végétation herbacée. La capacité compétitrice de la ronce a ici été mise en évidence. La ronce a la faculté d'utiliser une ressource faiblement disponible au dépend des autres espèces. Cela peut notamment s'expliquer par l'intrication de son réseau de racines fortement étendu horizontalement en surface et verticalement sur les 70-80 cm de la tranche de sol disponible (**Introduction Générale**). Néanmoins couplée à l'action du débroussaillage et/ou du pâturage, ce phénomène ne s'exprime plus.

D.2.2 Faut-il lutter contre l'envahissement de la végétation sub-steppique et des friches culturelles par *R. ulmifolius*?

Depuis plus d'une dizaine d'années, la conservation de la biodiversité est au centre des politiques environnementales (Costanza et al. 2007; Wendland et al. 2010; Sommerville et

al. 2011). Limiter les pertes de biodiversité en protégeant d'une part les espèces rares et/ou emblématiques est nécessaire. Pour autant, il faut aussi considérer la biodiversité "ordinaire" et la conserver puisqu'elle fournit également des services écosystémiques indispensables (Devictor 2012; Jiquet et al. 2012).

Le caractère "nuisible" d'une espèce dépend de plus de l'endroit dans lequel elle se situe. Conserver en cherchant à éradiquer certaines espèces dites "non indigènes" revient à qualifier et à différencier une "bonne biodiversité" et une "mauvaise biodiversité" (Larrère 2009). Cette valeur donnée à une espèce est généralement fonction de la situation et des enjeux de conservation. De manière générale, l'arrivée d'une espèce "invasive" ou la prolifération d'une espèce "envahissante" dans un nouvel écosystème est considérée comme nuisible au bon fonctionnement de l'écosystème (Richardson et al. 2000). L'augmentation de son recouvrement entraîne en effet une diminution de la productivité (compétition, ombrage, effets allopathiques). Mais cette nouvelle espèce peut avoir également des effets positifs: apport de nouvelles ressources, apport de nouvelles fonctions et donc de nouveaux services par l'écosystème. Alors faut-il toujours conserver ? Ou faut-il laisser "faire la nature" notamment dans le cas de la colonisation spontanée de la plaine de Crau par la ronce ?

En effet, la colonisation des parcelles perturbées ou en bordures de prairies irriguées représentent 300 ha sur les 11500 ha de surface steppique relictuelle de la plaine de Crau. Celle-ci est perçue par les gestionnaires de la réserve comme une menace pour l'écosystème en périphérie de la steppe: perte d'espace ouvert favorable aux oiseaux steppiques nicheurs, perte de terre de parcours et donc menace pour une activité économique multimillénaire nécessaire elle-même au maintien de la steppe, perte d'une communauté dont l'association est unique au monde, etc.

Nous avons montré cependant que la ronce n'est pas le facteur entraînant le plus de modification de la végétation car elle est elle-même une conséquence de changements d'usages aux échelles parcellaires (phase culturale) et paysagère (augmentation des superficies de prairies irriguées et infiltrations hydriques concomitantes dans les parcelles de steppe voisine). Cette espèce procure également des services aux éleveurs ovins. En effet, lors d'événements venteux assez réguliers, elle permet aux brebis de s'abriter. Ses feuilles sont appréciées des chèvres généralement présentes dans les troupeaux mixtes. C'est aussi un habitat préférentiel pour les lapins (la chasse est une activité très présente en Crau), pour

de petits rongeurs (e.g. muscardin) et pour les sangliers et les renards. Sa présence semble également corrélée avec celles d'espèces protégées telles que *Kickxia commutata* subsp. *commutata* retrouvée pour la 1^{ère} fois en Crau à proximité d'un roncier (site du Coussoul d'Ase, **Chapitre 3**). Enfin, certaines espèces d'arthropodes comme *Saga pedo*, la magicienne dentelée, semblent là fréquenter en absence d'autres arbustes dans la steppe (Alignan et al. 2013). *R. ulmifolius* jouerait également un rôle facilitateur dans la colonisation d'autres ligneux dont elle assure la protection face aux prélèvements des herbivores (e.g. saules et bouleaux dans les sous bois, Harmer et al. 2010). Enfin, de par le dépôt de sa litière, elle favorise l'activité biologique des sols et le stockage de la matière organique. Cependant, son système racinaire semble défavorable au recrutement et à l'installation des semis de ligneux comme le hêtre (Fotelli et al. 2005).

Au regard de ces observations, la place de *R. ulmifolius* pourrait donc être reconsidérée dans la plaine de Crau. En effet, la restauration d'une parcelle colonisée par la ronce mais prise dans une matrice paysagère complexe et éloignée des tâches de steppe ne permettra pas de reconnecter les reliquats de parcelles steppiques entre elles. Investir des moyens financiers et humains conséquents n'est sans doute pas la solution adaptée compte tenu des seuils d'irréversibilité franchis par l'écosystème au cours de sa dégradation. En l'occurrence, nos résultats suggèrent que des efforts même de forte intensité ne pourraient suffire pour restaurer l'écosystème de référence souhaité suite aux modifications majeures de la matrice paysagère. En revanche, dans le cas où la parcelle colonisée se trouve à proximité direct de tâches relictuelles steppiques, l'entretien des canaux ou la construction de drains pour éviter des infiltrations hydriques pourraient constituer des interventions efficaces en matière de restauration. L'absence d'eau entraînerait à plus ou moins long terme une réduction du recouvrement de *R. ulmifolius* mais surtout, de *B. phænicoides*. La strate herbacée en se ré-ouvrant pourrait alors favoriser le recrutement des espèces caractéristiques de la steppe via le déplacement des troupeaux. Les conséquences pour le sol des dépôts de limons en provenance des eaux d'irrigation doivent néanmoins être considérées. En effet, ceux-ci ont certainement entraîné des modifications des propriétés édaphiques le rendant plus épais et donc plus fertile. Une flore autre que celle de la steppe de référence pourrait alors se développer.

Trois voies de gestion semblent donc à privilégier. La gestion pourrait consister en un contrôle de son expansion, quand celle-ci n'envahit qu'une petite zone d'une parcelle éloignée de zones irriguées et que cela n'a pas d'incidence sur l'activité pastorale. Le maintien du pâturage avec la mise en place d'un troupeau mixte serait alors une alternative qui permettrait de contrôler la croissance des ronciers et donc de limiter son expansion.

Le deuxième type de gestion doit être envisagé lorsque l'envahissement de la parcelle réduit la valorisation de la ressource herbacée de par l'importance du recouvrement des ronciers. Dans ce cas, il faut stopper cette expansion. A cet effet, comme nous l'avons mesuré, il est impératif d'éliminer les facteurs responsables de sa dynamique, à savoir les infiltrations hydriques. La mise en place d'un système de drainage au niveau des sources d'infiltration doit donc être effectuée. Les ronciers peuvent être en partie débroussaillés (à hauteur de 20% maximum pour éviter les rejets de souches, CERPAM 2007) et le pâturage mixte doit être restauré s'il n'est plus pratiqué. Enfin, malgré cette pratique, si le milieu continue de se fermer et que la parcelle est imbriquée dans une matrice paysagère permettant de connecter les tâches sub-steppiques entre elles, il faut alors éliminer les ronciers présents. Cette élimination peut être réalisée en débroussaillant les ronciers peu appétant et non rejetant (CERPAM 2007). Si dans certains pays l'utilisation de produits chimiques tels que le glyphosate est envisageable et a été efficace pour éradiquer la ronce (Mazzolari et al. 2011), toute utilisation de produit chimique de synthèse est cependant interdite dans la Réserve naturelle. Dans la plaine de la Crau, il sera donc impératif de limiter les infiltrations hydriques, de débroussailler les ronciers et de coupler cette action avec la restauration d'une activité pastorale comprenant des caprins. La création de nouveaux circuits de pâturage est à envisager afin de contraindre les troupeaux à brouter les jeunes pousses appétantes qui rejettent et deviennent donc consommables (CERPAM 2007). Si le débroussaillage est réalisé sur une trop grande surface et que la charge de pâturage n'est pas assez importante, l'embroussaillage sera de nouveau favorisé par les rejets de souches de la ronce.

L'inventaire préalable de la faune et de la flore est primordial avant d'envisager tout type d'intervention. En effet, la présence d'une espèce protégée sur le site peut entraîner une prise de décision différente sur le choix de l'écosystème de référence. Ainsi, la présence de *Kickxia commutata* peut nous amener à reconsidérer le choix de la steppe comme écosystème de référence pour notre site atelier du coussoul d'Ase (**Chapitre 3**). De surcroît, le manque de connaissances sur les capacités de régénération de la communauté végétale suite

à la mise en place d'un drainage de la parcelle ne garantit pas que l'écosystème de référence puisse de nouveau être atteint. La présence par exemple des deux espèces à caractère patrimonial (*Convolvulus lineatus* L. et *Myosurus minimum* L.) (**Chapitre 2**) sur le site de la Melonnière souligne qu'il serait peut être intéressant d'investir des moyens pour maintenir ce milieu tel qu'il est actuellement plutôt que d'essayer de restaurer la steppe. En effet *M. minimum* est une espèce des milieux temporairement inondés. Bien que les objectifs de création de la Réserve naturelle des Coussouls de Crau soient la conservation de son avifaune et des parcelles de Coussouls, il est intéressant d'étudier les apports de la présence d'un tel écosystème en matière de gains et bénéfices de biodiversité associée.

D.3 Perspectives de recherche

D.3.1 Mieux comprendre l'importance de la matrice paysagère

Comme nous l'avons démontré, la composition de la matrice paysagère joue un rôle crucial sur les processus écologiques se déroulant à l'échelle des tâches. Beaucoup d'études, comme la nôtre, visent à n'utiliser que la quantité d'habitats comme indicateur de l'hétérogénéité du paysage (hétérogénéité de composition vs hétérogénéité de configuration, Thies et al. 2003; Tschardt et al. 2005; Fahrig et al. 2011). Néanmoins, la prise en compte de la configuration spatiale (l'arrangement des tâches entre elles) semble aussi nécessaire (Hendrickx et al. 2007; Concepcion et al. 2012; Duflot et al. 2014). La présence de routes, de haies, la forme des tâches, la longueur des interfaces sont en effet autant de variables susceptibles de modifier la présence d'une espèce végétale. Les tâches sont des sources de propagules pour la matrice environnante. Cependant, la présence d'obstacles et la répartition des tâches dans un paysage plus ou moins fragmenté rendent la dispersion plus difficile. Il serait donc probablement utile pour mieux comprendre, prédire et contrôler la colonisation de la ronce d'évaluer les effets de ces variables en étudiant leur configuration spatiale. Des métriques telles que la longueur des interfaces entre les friches et les haies/forêts/prairies, la taille moyenne des tâches de chaque type d'habitat, devraient ainsi être considérées et une analyse des fractales conduite. La géométrie fractale (Mandelbrot 1960, 1982, 1985) repose sur le fait que les éléments naturels ne peuvent être décrit à partir de la géométrie euclidienne de par la nécessité de qualifier et quantifier leur irrégularité. La dimension fractale détermine un degré d'irrégularité et de fragmentation d'un objet de

l'environnement. Dans le cas d'un objet simple, sa dimension fractale se résume à sa géométrie euclidienne. Séparer l'organisation et la composition du paysage est donc primordiale pour comprendre les mécanismes et processus écologiques dans le but d'une conservation et ou d'une restauration de l'écosystème (Fahrig 2003). Les programmes d'aménagements seront en effet différents en fonction de l'importance de l'une ou de l'autre. Ainsi, il pourrait être décidé d'augmenter un habitat particulier dans la matrice paysagère s'il s'avère favorable au retour de la végétation steppique et, *a contrario*, de diminuer la taille ou l'interface d'un autre non favorable (Smith et al. 2009).

D.3.2 Etudier les interactions plante-plante

Nous avons vu que la présence du *B. phænicoïdes* jouait également un rôle très important au sein de la communauté végétale via son taux de recouvrement. Il serait donc intéressant d'étudier la réalité et la nature de la compétition (préemption notamment) entre cette espèce et des espèces clés de la communauté végétale et notamment avec *R. ulmifolius* suite aux changements d'usage. Des expériences *in* et *ex-situ* pourraient être ainsi conduites. La compétition pour l'eau entre *R. ulmifolius* et *B. phænicoïdes* pourrait être étudiée en s'intéressant aux systèmes racinaires de ces deux espèces. Ces études pourraient ainsi permettre de mieux comprendre leurs réponses à la sécheresse en matière d'acquisition des ressources et les boucles de rétroactions en fonction des ressources hydriques disponibles et des régimes de perturbations testés. Grime (1977) définit les interactions racinaires comme déterminantes dans la compétition au moment de l'établissement du couvert végétal. Ainsi, selon lui, les systèmes racinaires des plantes compétitrices colonisent plus rapidement les tâches comprenant des quantités de ressources importantes et acquièrent ces dernières rapidement lors de phénomènes stochastiques. *A contrario*, les espèces stress tolérantes conserveront les ressources en limitant notamment leur turn-over. La compétition dans une communauté végétale peut être perçue comme le résultat des différences d'aptitude des espèces selon l'hypothèse qu'il existe une hiérarchie entre celles partageant le même habitat pour la même ressource (Mayfield & Levine 2010; Chesson 2000). Pour étudier les systèmes racinaires et la compétition, l'utilisation de minirhizotron *in situ* pourrait être envisagée. Cette méthode non destructive et rapide à mettre en œuvre repose sur l'installation d'un tube dans le sol à la verticale, parcouru par un dispositif visuel (Cheng et al. 1991). Grâce à un tel dispositif, il est possible d'effectuer une prise de photographies permettant le suivi régulier

de la densité, de la longueur et du diamètre des racines, à l'aide d'un dispositif informatique (Heeraman & Juma 1993). Suite à la perturbation d'un milieu, nous pourrions mesurer la réalité des phénomènes de compétition racinaire entre ces deux espèces.

Actuellement, à la demande de certains éleveurs, d'autres méthodes de restauration plus lourdes sont testées dans la plaine de Crau pour lutter contre l'envahissement de la ronce. Vingt hectares d'une ancienne friche melonnière ont ainsi été débroussaillés et labourés à l'automne 2011. Un semis d'espèces type vesce/avoine au cours du mois de septembre a ensuite été effectué afin d'assurer un fourrage suffisant pour alimenter les troupeaux et restaurer l'activité pastorale à partir du mois de mars. En Crau, ce type de semis est souvent justifié pour assurer un fourrage suffisant lors de l'allaitement des agneaux (Wolff 2010). De plus, une forte densité de fourrage autour des jeunes pousses de ronces peut faciliter son prélèvement par les troupeaux. Après seulement 3 années, cette méthode n'a cependant pas permis d'éliminer définitivement la ronce de cette friche où, comme dans notre cas, la répétition du labour semble contrôler de manière prépondérante la régénération végétative de la ronce comparé à la réintroduction du pâturage, et ce à partir des restes de racines toujours présentes dans le sol. Il est donc encore nécessaire de suivre l'évolution de la communauté végétale afin de voir si celle-ci tend à retourner vers la communauté originelle, mais aussi de remplacer si possible le pâturage des ovins par des caprins.

D.3.3 Etudier les interactions plante - animal

Si des travaux au niveau de la communauté végétale doivent être poursuivis, il est également nécessaire de s'intéresser à d'autres communautés comme celles des orthoptères ou encore à l'avifaune. De précédentes études réalisées dans la région méditerranéenne ont mis en évidence la présence d'une espèce à forte valeur patrimoniale, *Saga Pedo Pallas* (1771) sur les arbustes tels que les ronciers (Alignan et al. 2013). Si la magicienne dentelée s'avère être plus inféodée aux ronciers dans la plaine de la Crau qu'aux autres arbustes qui colonisent spontanément la Crau (fillaires, genévriers oxycèdres, etc.), les objectifs de la gestion des zones embroussaillées pourraient être différents de ceux souhaités par les gestionnaires de cet espace naturel (à savoir la réduction des zones embroussaillées pour le maintien des parcours pastoraux et des populations d'oiseaux steppiques). Une première expérience a été mise en place au cours de l'été 2012 (annexe). Quatorze sites avaient été sélectionnés pour

être prospectés. Si la magicienne dentelée chasse au sol la nuit, la prospection à cette période peut entraîner la fuite de l'orthoptère. Deux périodes propices avaient donc été déterminées: 2h après le lever du soleil et 2h avant le coucher du soleil. La méthode utilisée ici était celle du "site occupancy" (MacKenzie et al. 2002; Bailey et al. 2004). Malgré un important effort de prospection (17 personnes, 4h par jour pendant 5 jours), les premiers résultats n'ont pas été concluants, aucun individu n'a été recensé même avec cette forte pression d'échantillonnage!

La Réserve naturelle des Coussouls de Crau est connue pour être un habitat favorable à un grand nombre d'oiseaux typiques des milieux ouverts notamment 5 espèces dont le Ganga cata (seule station de France), le Faucon crécerellette (80% de la population nationale), l'Alouette calandre (95% de la population nationale), l'Outarde canepetière (35% de sa population) et l'Oedicnème criard (10-15% de sa population, données de 2006, Wolff 2010).

L'embroussaillage par les ronciers entraine la fermeture du milieu à laquelle ces espèces sont très sensibles. Il est donc important d'effectuer des suivis d'avifaune et de déterminer la présence ou non de ces espèces dans les matrices paysagères. En effet la présence d'une aire de nidification du *Ganga cata* à proximité d'une zone embroussaillée pourrait être un facteur décisif dans la gestion et la mise en place d'une restauration écologique car la diminution des surfaces de steppe est sûrement l'une des causes principales de la réduction de sa population dans la steppe. En effet, cette espèce est présente préférentiellement sur les zones les plus ouvertes et les plus pâturées en lien avec la présence d'une forte quantité de graines (Jordano 1982, 1984; Wehlren 1985).

D.3.4 Perspectives pour les populations de *Rubus*.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés au potentiel hydrique de la ronce, trait fonctionnel traduisant l'état de stress hydrique de la plante. La compréhension des réponses des végétaux aux perturbations environnementales nécessite l'analyse de leur plasticité: la capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes à partir du même génotype selon les conditions biotique et/ou abiotiques. Cette capacité détermine l'adaptation des organismes face aux variations des facteurs limitants dans les écosystèmes auxquels ils sont inféodés. L'étude de la photosynthèse semble être la mieux adaptée pour rendre compte des changements éco-physiologiques subis par la plante lors d'un stress. Le stress hydrique affecte en effet différents mécanismes physiologiques des plantes comme par exemple

l'activité photosynthétique (Moran et al. 1994; McDowell 2002). La réduction de l'activité photosynthétique, liée à une diminution du potentiel hydrique foliaire, est supposée liée à la fermeture des stomates et à une limitation de la fixation du CO₂. Pour mieux comprendre les effets d'un stress hydrique sur ce métabolisme, il est nécessaire d'étudier la phase claire de la photosynthèse à travers l'étude de la fluorescence et la phase sombre grâce aux des échanges gazeux. L'énergie lumineuse absorbée par les molécules d'une feuille peut suivre 3 voies: la photosynthèse (photochimie), la dissipation sous forme de chaleur lors d'un excès, ou encore la réémission sous forme de fluorescence (Genty et al. 1989; Maxwell & Johnson 2000). Ces 3 voies étant imbriquées, si l'une d'entre elles est impactée, les 2 autres seront également modifiées. Lors d'un stress, la photosynthèse est perturbée, la dissipation sous forme de chaleur et la fluorescence augmentent (Baker & Horton 1987; Genty et al. 1989). La mesure de la fluorescence chlorophyllienne (émise par la plante) est un puissant indicateur de la capacité d'absorption de la lumière par la plante ainsi que du fonctionnement photosynthétique de cette dernière (Baker & Horton 1987; Genty et al. 1989). Après transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique durant la phase claire, cette énergie est utilisée pour la carboxylation du CO₂ par la Rubisco (McDowell 2002). Si l'action principale de cette enzyme est de catalyser le CO₂, elle possède aussi une activité oxygénase qui lui permet de fixer une molécule d'O₂: la photorespiration. Cette activité oxygénase a pour conséquence de diminuer le rendement quantique de la photosynthèse car elle nécessite de l'énergie chimique et augmente le besoin en énergie pour la fixation du CO₂. Lors d'un stress hydrique, la plante ferme ses stomates pour éviter les pertes en eau. L'étude des échanges de gaz et de la vitesse d'activité de la Rubisco peut donc être importante pour étudier la plasticité de la ronce face aux perturbations (McDowell 2002). Des premières expérimentations ont été réalisées sur le terrain mais les premiers résultats ont été infructueux de par la difficulté à réaliser ces suivis et ces analyses sur des expériences *in situ* sans station fixe. En effet, le délai de mise en service de l'appareil de mesure (ici un LICOR 6400) est de 1h, le poids de l'appareil est de 20kg et la longueur des câbles n'excède pas 1.7m ce qui rend le déplacement de l'appareil difficile sur le terrain. Il est de plus nécessaire d'attendre 15min entre chaque mesure. L'utilisation sur le terrain est de plus limitée à 4/8h en fonction des batteries.

Conséquences sur les pratiques: techniques d'intervention possibles dans le cas d'un embroussaillage par *R. ulmifolius*.

Les pratiques pour limiter l'expansion de la ronce dans les parcours pastoraux de la région méditerranéenne dépendent d'une part du recouvrement initial et d'autre part des enjeux pastoraux.

LE CERPAM a défini différentes techniques d'intervention pour limiter et/ou éradiquer la ronce, plus ou moins destructrices pour l'environnement en fonction des objectifs de gestion. Dans le cas d'une limitation de son expansion, la combinaison fauche/pâturage peut être utilisée lorsque son recouvrement n'est pas trop important. Si la gestion vise à améliorer les parcours pastoraux, la suppression de certains arbustes est nécessaire pour permettre la circulation des animaux. Si en revanche le milieu est fortement embroussaillé (recouvrement supérieur à 60% et hauteur de la strate végétale 40 cm), les troupeaux auront des difficultés à pénétrer les buissons et donc à réduire leur recouvrement. Le pâturage ovin sera délicat. Dans ce cas, il sera alors nécessaire de réaliser des ouvertures répétées et progressives pour forcer le troupeau à parcourir ces milieux nouvellement ouverts afin de limiter et de contenir la ronce. Il existe différentes interventions possibles pour lutter contre l'embroussaillage par les ronciers. Si le traitement chimique semble avoir des effets efficaces sur le contrôle de la ronce (Mazzolari et al. 2011), il est à utiliser avec parcimonie de par la présence des résidus chimiques pouvant entraîner des modifications environnementales. Dans le cadre d'une réserve naturelle, son utilisation est par ailleurs totalement prohibée. Brûler les ronciers ne semble par être une action de contrôle efficace car la ronce est capable de rejeter à partir de son système racinaire. De plus, à la suite d'un incendie, les ronciers sont plus lignifiés et le nombre d'épines est plus important (CERPAM 2007), ce qui ne permet pas aux troupeaux pâturant de les consommer. Le débroussaillage par des girobroyeurs est à utiliser avec précaution, la ronce ayant la capacité de réaliser des rejets de souches. Enfin, comme nous l'avons énoncé précédemment (**Discussion**) le semis d'espèces fourragères suite à un débroussaillage pourrait entraîner une augmentation de la consommation des jeunes pousses de ronciers, entourées par le fourrage fortement apprécié par les troupeaux ovins/caprins à condition que la pression soit suffisante y compris à l'automne pour contrebalancer la croissance des turions en période estivale.

Conclusion Générale

Ces travaux ont principalement démontré qu'il est nécessaire de considérer différents niveaux d'organisation pour comprendre un phénomène écologique et adapter les techniques de restauration écologique. Les changements d'usages des terres sont pour parti responsables du phénomène d'envahissement, comme l'ont démontré les **Chapitres 1 et 2**. La présence d'une forte proportion de zones irriguées potentiellement capables d'inonder les parcelles de steppe à leur voisinage ainsi que les contingences historiques (mises en cultures passées) sont donc des facteurs responsables de la dynamique de colonisation par la ronce de la végétation sub-steppique dans la plaine de la Crau (**Chapitre 1**). De plus, bien que la ronce entraîne des changements de composition de la communauté végétale, nos résultats ont souligné les effets préalables très négatifs de la levée du stress hydrique sur la structure et la diversité de la végétation herbacée (**Chapitre 2**). En plus de favoriser la dynamique de croissance de la ronce, les infiltrations hydriques permettent la mise en place d'une communauté végétale plus compétitive avec une espèce à fort recouvrement, *B. phœnicoïdes*. Dans le cadre des objectifs de conservation des Coussouls de Crau, la restauration des parcelles embroussaillées peut s'avérer nécessaire. Cependant, nos résultats ont soulevé la difficulté de maîtriser la dynamique de cette espèce (**Chapitre 3**). Si la pratique d'un débroussaillage automnal annuel, couplé avec un pâturage ovin mixte semble être un mode d'action prometteur pour la régénération de la végétation sub-steppique, celle-ci n'a cependant pas été restaurée dans son intégralité, à court terme. La ronce a en effet montré des capacités de réponses physiologiques et morphologiques importantes face au stress hydrique et aux régimes de perturbation la rendant très compétitrice vis-à-vis des espèces herbacées stress tolérantes de la steppe (**Chapitre 4**).

Au regard de nos résultats, il apparaît donc nécessaire, avant toute opération de conservation-restauration, d'étudier les phénomènes d'embroussaillage d'une parcelle en considérant la matrice paysagère environnante, la présence d'espèces emblématiques, d'en évaluer les coûts et le succès potentiel. Ainsi, est-il nécessaire de restaurer une parcelle trop embroussaillée comprise dans une matrice paysagère hétérogène et éloignée des tâches relictuelles de coussouls par rapport aux faibles capacités de récupération (dispersion, recrutement) des espèces typiques de la steppe? Ne serait-il pas plus intéressant de laisser alors faire la nature sur certaines parcelles pour favoriser la trajectoire successionnelle vers la restauration de formations forestières ?

Bibliographie

- A**FNOR (1995) Qualité du sol. Dosage du Carbone Organique et du Carbone Total après combustion sèche (analyse élémentaire). Norme Française ISO 10694
- AFNOR (1999) Qualité du sol. Méthodes Chimiques. Détermination de la capacité d'échange cationique (CEC) et des cations extractibles. Norme Française NF X31 130
- AFNOR (2003) Qualité du sol. Détermination de la distribution granulométrique des particules du sol. Méthode à la pipette. Norme Française NF X31 107
- Ahl V, Allen TFH (1996) Hierarchy theory, a vision, vocabulary & epistemology. Columbia University Press, New York City
- Akaike H (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov BN & Csaki F (Eds.) Second international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest
- Alignan JF, Debras JF, Dutoit T (2013) En plaine de la Crau, les insectes baromètres de la restauration écologique. Insectes INRA 163:25-30
- Allen FH, Havlicek T, Norman J (2001) Wind tunnel experiments to measure vegetation temperature to indicate complexity and functionality. In: Ulgiati S (Eds.) Proceedings of the Second Biennial International Workshop on Advances in Energy Studies, Porto Venere, Italy. May 23-27, 2000
- Allen RB, Bastow WJ, Mason CR (1995) Vegetation change following exclusion of grazing animals in depleted grasslands, Central Otago, New Zealand. *Journal of Vegetation Science* 6(5): 615-626
- Allen TFH, Starr TB (1982) Hierarchy: Perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago
- Alofs KM, Fowler NL (2013) Loss of native herbaceous species due to woody plant encroachment facilitates the establishment of an invasive grass. *Ecology* 94: 751-760
- Amor RL (1972) A study of the ecology and control of blackberry (*Rubus fruticosus* L.agg). *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 38 (4): 294
- Amor RL (1974) Ecology and control of blackberry (*R. fruticosus* L.agg) II: reproduction. *Weed Research* 14: 231-238

- Amor RL, Richardson RG, Pritchard GH, Bruzzese E (1998) *Rubus fruticosus* L. agg. In: Panetta FD, Groves RH, Sheperd RCH (eds) *The biology of Australian weeds*. RG and FJ Richardson, Melbourne
- Amor RL, Stevens PL (1976) Spread of weeds from a roadside into sclerophyll forests at Dartmouth, Australia. *Weed research* 16: 111-118
- Arenas F, Sanchez I, Hawkins SJ, Jenkins SR (2006) The invasibility of marine algal assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology* 87: 2851-2861
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R (1993) Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1: 8-17
- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R (1995) Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides: le vocabulaire et les concepts. In: Congrès International sur la Restauration des Terres Dégradées, des Zones Arides et Semi Arides, Tunis. (eds) *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait?* J. LibbeyEurotext, Montrouge. pp.11-29
- Asker S (1979) Progress in apomixis research. *Hereditas* 91: 234-240
- Association Française pour l'Etude du Sol (AFES), Baize D, Girard MC (2008). *Référentiel pédologique*. Éditions Quæ
- Aussenac G (1985) Le potentiel hydrique de l'arbre. Une donnée essentielle pour la compréhension de l'écophysiologie des essences forestières. *Science du sol* 4: 217-226
- Aussenac G, Granier A (1978) Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Annals of Forest Science* 35(1) 19:32
- B**ailey LL, Simons TR, Pollock KH (2004) Estimating site occupancy and species detection probability parameters for terrestrial salamanders. *Ecological Applications* 14(3): 692-702
- Baize D (2006) *Guide des analyses en pédologie*. INRA Editions, France
- Baker NR, Horton P (1987) Chlorophyll fluorescence quenching during photoinhibition. *Photoinhibition* 145-168
- Bakker JP, Grootjans AP, Hermy M, Poschlod P (2000) How to define targets for ecological restoration?-Introduction. *Applied Vegetation Science* 3:3-6
- Balandier P, Collet C, Miller JH, Reynolds PE, Zedaker SM (2006) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79(1):3-27

- Baraza E, Valiente-Banuet A (2008) Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornshrub of Mexico. *Journal of Arid Environment* 72: 1973-1976
- Barbaro L, Dutoit T, Anthelme F, Corcket E (2004) Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands. *Journal of Environmental Management* 72: 261-275
- Barbaro L, Dutoit T, Cozic P (2001) A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. *Biodiversity and Conservation* 10: 119-135
- Barnosky AD, Hadly EA, Bascompte J, Berlow EL, Brown JH, Fortelius M, Smith AB (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486(7401): 52-58
- Bascompte J, Rodriguez MA (2001) Habitat patchiness and plant species richness. *Ecology Letters* 4(5): 417-420
- Bates DM, Sarkar D (2007) Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.99875-6
- Begon M, Harper J, Townsend CR (1986) *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, London
- Blondel J (2008) Changements globaux. *Forêt Méditerranéenne* 29: 119-126
- Blondel J, Aronson J (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford
- Blondel J, Aronson J, Bodiou JY, Bœuf Y (2010) *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford University Press, Oxford
- Bologna G (2001) Italia capace di future. WWF-EMI pp.86-88
- Bolòs O, Vigo J (2001) *Flora dels Països Catalans. Monocotiledònies*. Editorial Barcino, Barcelona, SP
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer, New York
- Borrey M (1965) Contribution à la connaissance des petites regions agricoles. La Crau. Ministère de l'Agriculture, Département des Bouches-du-Rhône
- Boschi C, Baur B (2007) The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8: 55- 65
- Bradshaw AD (1987) Restoration: an acid test for ecology. In: Jordan WR, Gilpin ME, Aber HJD (Eds.) *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge

- Bretz AG, Genz A, Hothorn LA (2010) On the numerical availability of multiple comparison procedures. *Biometrical Journal* 43(5): 645–656
- Brown JH (1995) Organisms as engineers: a useful framework for studying effects on ecosystems? *Trends in Ecology & Evolution* 10:51–52
- Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology* 76(7): 2028–2043
- Bruzzese E (1998) The biology of blackberry in South Eastern Australia. *Plant Protection Quarterly* 13: 160-162
- Buhk C, Meyn A, Jentsch A (2007) The challenge of plant regeneration after fire in the Mediterranean Basin: scientific gaps in our knowledge on plant strategies and evolution of traits. *Plant Ecology* 192(1): 1-19
- Buisson E (2006) Ecological restoration of Mediterranean grasslands in Provence and California. Phd Thesis, Université Paul Cézanne, Aix-Marseille
- Buisson E, Dutoit T (2004) Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology* 174: 371-384
- Buisson E, Dutoit T (2006) Creation of the Natural Reserve of La Crau: implications for the creation and management of protected areas. *Journal of Environmental Management* 80: 318-326
- Buisson E, Dutoit T, Roche P, Duhem C, Campagne P, Tatoni T(2009) A cultural landscape of southern France: the plain of La Crau. In : Krzywinski K, O'Connell M, Küster H (Eds) *Cultural landscapes in Europe: Fields of Demeter, Haunts of Pan*. Aschenbeck Media, Bremen
- Buisson E, Dutoit T, Torre F, Römermann C, Poschlod P (2006) The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115: 6-14
- Burel F, Baudry J (1999) *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Editions TEC&TOC, Paris
- C**alcagno V, De Mazancourt C (2010) glmulti: An R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* 34(12): 1-29
- Calder JA, Wilson JB, Mark AF, Ward G (1992) Fire, succession and reserve management in a New Zealand snow tussock grassland. *Biological Conservation* 62: 35-45
- Caplan JS (2009) The role of water and other resources in the invasion of *Rubus armeniacus* in Pacific Northwest ecosystems. Dissertation, Portland State University, Portland

- Caplan JS, Yeakley JA (2006) *Rubus armeniacus* (Himalayan blackberry) Occurrence and Growth in relation to soil and light conditions in western Oregon. *Northwest Science* 80(1): 9-17
- Caplan JS, Yeakley JA (2010) Water relations advantages for invasive *Rubus armeniacus* over two native ruderal congeners. *Plant Ecology* 210 (1): 169-179
- Carilla J, Aragón R, Gurvich DE (2011) Fire and grazing differentially affect aerial biomass and species composition in Andean grasslands. *Acta Oecologia* 37: 337-345
- Carmel Y, Kadmon R (1999) Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology* 145: 243-254
- Ceballos G, Davidson A, List R, Pacheco J, Manzano Fischer P, Santos-Barrera G, Cruzado J (2010) Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implication. *PLoS One* 5(1), e8562
- CERPAM (2007) *Pâturer la broussaille... Connaître et valoriser les principaux arbustes des parcours du Sud de la France*. Institut de l'Élevage
- CERPAM (2010) *Le diagnostic des parcours, méthode d'expertise et de diagnostic des espaces pastoraux*. Institut de l'Élevage
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chase JM (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489-498
- Chen L, Li He, Zhang P, Zhao X, Zhou L, Liu T, Hu H, Bai Y, Shen H, Fang J (2014) Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology* DOI10.1007/s10980-014-0044-9
- Cheng W, Coleman DC, Box JE (1991) Measuring root turnover using the minirhizotron technique. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 34: 261-267
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366
- Cheyran G (1998) Evolution du milieu naturel et du peuplement ornithologique, in: *Patrimoine Naturel et Pratiques Pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*, C.E.E.P., Aix-en-Provence, 10-12
- Cheyran G, Bence P, Boutin J, Dhermain F, Olivoso G, Vidal P (1983) L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne* 10:83-106
- Clark TW (1989) *Conservation biology of the black-footed ferret Mustela nigripes*. Channel Islands: Wildlife Preservation Trust, Jersey
- Clements FE (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington

- Clements FE (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology* 24, 252–284
- Clewell AF, Aronson J (2007) *Ecological Restoration: Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*, 1st ed. Island Press, Washington DC
- Clewell AF, Aronson J (2013) *Ecological Restoration: Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*. 2nd edition. Island Press, Washington DC
- Coffin DP, Lauenroth WK (1994) Successional dynamics of a semiarid grassland: effects of soil texture and disturbance size. *Vegetatio* 110: 67–82
- Coffin DP, Lauenroth WK, Burke IC (1996) Recovery of vegetation in a semiarid grassland 53 years after disturbance. *Ecological Applications* 6(5):38–55
- Coiffait-Gombault C (2011) Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes: Le cas de la Plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône, France). PhD Thesis, Université d'Avignon
- Coiffait-Gombault C, Buisson E, Dutoit T (2012) Using a two-phase sowing approach in restoration: sowing foundation species to restore, and subordinate species to evaluate restoration success *Applied Vegetation Science* 15: 277–289
- Collinge SK, Ray C (2009) Transient patterns in the assembly of vernal pool plant communities. *Ecology* 90(12): 3313–3323
- Colomb E, Roux RM (1978) La Crau, données nouvelles et interprétations. *Géologie Méditerranéenne* 5: 303–324
- Colomb E, Roux RM (1986) La Crau, histoire Plio-Pléistocène. *Méditerranée* 58(3) :31–42
- Concepcion ED, Fernandez-Gonzalez F, Diaz M (2012) Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications* 22: 972–981
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in Natural Communities and their role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111: 1119–1144
- Convention on Biological Diversity (CBD COP) (2010) Plan of action on subnational governments, cities and other local authorities for Biodiversity. Convention on Biological Diversity Conference of the Parties, Nagoya. <http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-10/in-session/cop-10-l-23-en.doc>
- Costanza R, Ficher B, Mulder K, Liu S, Christopher T (2007) Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecological Economics* 61: 478–491
- Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Arroyo MK, Arianoutsou M (1996) Plant diversity in mediterranean climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 362–366

Crawley MJ (1987) What makes a community invisable? In: Gray AJ, Crawley MJ, Edawards (Eds.) Colonization, Succession, and Stability. Blackwell, Oxford

Cronk QCB, Fuller JL (1995) Plant Invaders: The Threat to Natural Ecosystems. Springer US

Cubera E, Moreno G (2007) Effect of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Annals of forest science* 64(3): 355-364

Daehler CC (1998) The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* 84:167–180

Dahlgren JP, Ehrlén J (2005) Distribution patterns of vascular plants in lakes: the role of metapopulation dynamics. *Ecography* 28: 49-58

Damgaard C, Merlin A, Mesléard F, Bonis A (2011) The demography of space occupancy: measuring plant colonisation and survival probabilities using repeated pin-point measurements. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 110-115

Damschen EI, Brudvig LA, Haddad NM, Levey DJ, Orrock JL, Tewksbury JJ (2008). The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49): 19078-19083

Dark SJ (2004) The biogeography of invasive alien plants in California: an application of GIS and spatial regression analysis. *Diversity and Distributions* 10: 1–9

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities : a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534

De La Fouchardière G (1959) Plantons des ronces. *Revue forestière française* 11: 699-701.

Debussche M, Escarré J, Lepart J (1982) Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards . *Vegetatio* 48: 255-266

Debussche M, Lepart J, Dervieux A (1999) Mediterranean landscape changes evidence from old postcards. *Global ecology and biogeography letters* 8: 3-15

Devaux J, Archiloque A, Borel L, Bourrelly M, Louis-Palluel L (1983) Notice de la carte phytoécologique de la Crau (Bouches du Rhône). *Biologie et écologie méditerranéenne* 10: 5-54

Deverre C (1996) La nature mise au propre dans la steppe de Crau et la forêt du Var. *Etudes rurales* 141: 45-61

Devictor V (2012) Ecologie et crise de la biodiversité : la quête d'un nouveau sens. In : Les voies de la résilience. Carine Dartiguepeyrou (Dir.) Préface d'Ervin Laszlo, Avant-propos d'Edgar Morin. L'Harmattan, Paris. ISBN: 978-2-296-97026-7.

- Domènech R, Vilà M (2008) Response of the invader *Cortaderia selkiana* and two coexisting natives to competition and water stress. *Biological Invasions* 10: 903-912
- Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J Stat Softw* 22 (1): 1-20
- Dreber N, Oldeland J, van Rooyen GMW (2011) Species, functional groups and community structure in seed banks of the arid Nama Karoo: Grazing impacts and implications for rangeland restoration. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141 : 399-409
- Duchauffour P (1988) *Pédologie*. Masson, Paris
- Duclos G (1994) *Atlas des sols de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur*. SCP, Aix en Provence
- Duflot R, Georges R, Ernoult A, Aviron S, Burel F (2014) Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologia* 56: 19-26
- Dumas E (2006) Structuration des paysages d'interfaces ville/forêt en Basse Provence calcaire : Analyse couplée Ecologie/Economie. PhD Thesis, Université Paul Cézanne Aix Marseille III.
- Dutoit T, Alard D (1995) Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiversity and Conservation* 4: 939-950
- Dutoit T, Buisson E, Fadda S, Henry F, Coiffait-Gombault C, Jaunatre R (2011) Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne: impacts des changements d'usage et restauration écologique. *Sècheresse* 22: 75-85
- Dutoit T, Buisson E, Fadda S, Henry F, Coiffait-Gombault C, Jaunatre R, Alignan JF, Masson S, Bulot A (2013) The pseudo-steppe of La Crau (Southeastern France): origin, management and restoration of a Mediterranean rangeland. In: Traba J, Morales M (Eds) *Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration*. Nova Publishers, USA
- Dutoit T, Buisson E, Roche P, Alard D (2004) Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France): new implications for their conservation management. *Biological Conservation* 115(1): 1-19
- Dutoit T, Thinon M, Talon B, Buisson E, Alard D (2009) Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution : a new methodology to investigate the origin of grassland plant communities. *Journal of Vegetation Science* 20: 349-358

Eckert CG, Manicacci D, Barrett SCH (1996) Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution* 50: 1512-1519

Ehrenfeld JG, Toth JA (1997) Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecology* 5(4): 307-317

- Ejrnæs R, Bruun HH, Graae BJ (2006) Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival? *Ecology* 87(5): 1225-1233
- Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG (2011) Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14(7): 709-722
- Elhers BK, Thompson J (2004) Do co-occurring plant species adapt to one another? The response of *Bromus erectus* to the presence of different *Thymus vulgaris* chemotypes. *Oecologia* 41: 511-518
- F**abre B (2006) Les avancées du Groupe Chaulage depuis sa création. In: Théveret G, Faedy L (Eds.) ISARA Lyon : publications. ISARA, Lyon
- Fabre P (1997) Hommes de la Crau, des coussouls aux alpages. Editions Cheminements, Thoard, France
- Fadda D, Henry F, Orgeas J, Ponel P, Buisson E, Dutoit T (2008) Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages. *Comptes Rendus Biologies* 331: 532-546
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematic* 487-515
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel F, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena Gavin, Martin JL (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters* 14(2): 101-112
- Falk DA, Palmer M, Zedler J (2006) Foundations of Restoration Ecology. The Science and Practice of Ecological Restoration. Island Press Washington, DC
- Farber S, Costanza R, Childers DL, Erickson J, Gross K, Grove M, Hopkinson CS, Kahn J, Pincetl S, Troy A, Warren P, Wilson M (2006) Linking ecology and economics for ecosystem management. *Bioscience* 56(2): 121-133
- Fargione JE, Cooper TR, Flaspohler DJ, Hill J, Lehman C, McCoy T, McLeod S, Nelson EJ, Oberhauser KS, Tilman D (2009) Bioenergy and wildlife: threats and opportunities for grassland conservation. *Bioscience* 59: 767-777
- Fernández Alés R, Laffarga JM, Ortega F (1993) Strategies in Mediterranean grassland annuals in relation to stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 4: 313-322
- Ferrell J, Sellers B (2009) Blackberry and dewberry: Biology and control. University of Florida IFAS Extension
- Fischer SF, Poschlod P, Beinlich B (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33: 1206-1222

- Forey E, Dutoit T (2012) Vegetation, soils and seed banks of limestone grasslands are still impacted by former cultivation one century after abandonment. *Community Ecology* 13: 194-202
- Forman RTT, Godron M (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons, New York
- Fotelli MN, Geßler A, Peuke AD, Rennenberg H (2001) Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus* : responses of growth, water status and $\delta^{13}\text{C}$ composition. *New Phytologist* 151: 427-435
- Fotelli MN, Rudolph P, Rennenberg H (2005) Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. *New Phytologist* 165 (2): 453-462
- Fukami T, Martijn Bezemer T, Mortimer SR, Putten WH (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8:1283–1290
- Fukami T, Nakajima M (2011) Community assembly: alternative stable states or alternative transient states? *Ecology Letters* 4: 973–984

Gachet S, Vela E, Tatoni T (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation* 14: 1023-1034

- Gaignard P (2003) Changement d'usage agricole et dynamique spatio-temporelle de la steppe de Crau (13) depuis 1955, secteurs de la ZPS (Zone de Protection Spéciale). Master's thesis, Université Aix-Marseille III
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim BiophysActa* 990: 87-92
- Gibbens RP, McNeely RP, Havstad KM, Beck RF, Nolen B (2005) Vegetation changes in the Jornada Basin from 1858 to 1998. *Journal of Arid Environments* 61: 651–668
- Gibson CWD, Brown VK (1991) The nature and rate of development of calcareous grassland in Southern Britain. *Biological Conservation* 58: 297–316
- Gibson DJ (2009) *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26
- Gleason HA (1939) The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21(1) : 92-110
- Gonzales Pech PG (2010) Évaluation de la fonctionnalité des diverses structures végétales de la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône) en tant que ressource alimentaire pour des troupeaux ovins conduits par des bergers. PhD Thesis, AgroParisTech, Paris

- Gray AN (2005) Eight nonnative plants in western Oregon forests: association with environmental and management. *Environmental Monitoring and Assessment* 100: 109-127
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194
- Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86 : 902–910
- Gross N, Liancourt P, Choler P, Suding KN, Lavorel S (2010) Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 9-19
- Groves RH, Di Castri F (1991) *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107–145

- H**armer R, Kiewitt A, Morgan G, Gill R (2010). Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? *Forestry* 83(1): 93-102
- Heeraman DA, Juma NG (1993) A comparison of minirhizotron, core and monolith methods for quantifying barley (*Hordeum vulgare* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) root distribution. *Plant and Soil* 148(1): 29-41
- Hendrickx F, Maelfait Jp, Van Wingerden W, Schweiger O, Speelmans M, Aviron S, Augenstein I, Billeter R, Bailey D, Bukacek R, Burel F, Diekötter T, Dirksen J, Herzog F, Liira J, Roubalova M, Vandomme V, Bugter R (2007) How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44: 340-351
- Henry F (2009) *Origine et dynamique à long terme d'un écosystème herbacé pseudo steppique, le cas de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France)*. Phd thesis, Université Aix Marseille III
- Henry F, Talon B, Dutoit T (2010) The age and history of the French Mediterranean steppe revisited by soil wood charcoal analysis. *The Holocene* 20: 25-34
- Herben T, During HJ, Law R (2000). Spatio-temporal Patterns in grassland Communities. In: Law R, Metz JHL (Eds.) *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press.

- Hersperger AM, Forman RT (2003) Adjacency arrangement effects on plant diversity and composition in woodland patches. *Oikos* 101(2): 279-290
- Hirst RA, Pywell RF, Marrs RH, Putwain PD (2003) The resistance of a chalk grassland to disturbance. *Journal of Applied Ecology* 40: 368-379
- Hobbs RJ (1989) The nature and effects of disturbance relative to invasions. In Drake J, di Castri F, Groves R, Kruger F, Mooney H, Rejmánek M, Williamson M (Eds.) *Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley and Son, Chichester
- Hobbs RJ (1999) Restoration of disturbed ecosystems. In: Walker LR (Eds.) *Ecosystems of the World 16: Ecosystems of Disturbed Ground*. Elsevier
- Hobbs RJ (2000) *Invasive species in a changing world*. Island Press
- Hobbs RJ, Cramer VA (2007) Old field dynamics: regional and local differences, and lessons for ecology and restoration. In: *Old Fields Dyn Restor Abandon Farml*. Island Press
- Hobbs RJ, Harris JA (2001) Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9(2): 239-246
- Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337
- Hobbs RJ, Humphries SE (1995) An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9(4): 761-770
- Holland EA, Detling Jk (1990) Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71(3): 1040 -1049
- Holub J, Jirasek V (1967) Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica, Praha*, 2:69-113
- Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JS, Lodge D, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem processes: Implications for ecosystem management. A position statement for the Ecological Society of America. *Ecological Monographs* 75: 3-35
- Hutchings MJ, Booth KD (1996) Studies on the Feasibility of Re-Creating Chalk Grassland Vegetation on Ex-Arable Land. I. The Potential Roles of the Seed Bank and the Seed Rain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1171-1181
- J**aunatre R (2012). Dynamics and restoration of a Mediterranean steppe after changes in land-use (La Crau, Southern-France). PhDthesis, Université d'Avignon
- Jaunatre R, Buisson E, Dutoit T (2012) First-year results of a multi-treatment steppe restoration experiment in La Crau (Provence, France). *Plant Ecology and Evolution* 145: 13-23

- Jenning DL (1988) Raspberries and blackberries: their bleeding, diseases and growth. Academic Press, London
- Jiguet F, Devictor V, Julliard R, Couvet D (2012) French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44: 58-66
- Johnstone IM (1986) Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews* 61: 369-394
- Jordano P (1982) Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193
- Jordano P (1984) Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos* 43: 149-153
- K**ardol P, Souza L, Classen AT (2012) Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos* 122(1): 84-94
- Keddy PA (1989) *Competition*. Chapman and Hall, London
- Keddy PA (1992) Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164
- King County Library (2005) King County. Noxious Weed Control Program. Blackberry, BMP. <http://www.kingcounty.gov/weeds>. Accessed 13 Octobre 2013
- Kirby KJ, Smart SM, Black HIJ, Bunce RGH, Corney PM, Smithers RJ (2005) A re-survey and analysis of change based on the 103 sites in the Nature Conservancy 'Bunce 1971' woodland survey. In: Long term ecological change in British woodland (1971-2001). A re-survey and analysis of change based on 103 sites in the Nature Conservation 'Bunce 1971' woodland survey. English Research Report number 653. English Nature, Peterborough
- Kiviniemi K (2008) Effects of fragment size and isolation on the occurrence of four short-lived plants in semi-natural grasslands. *Acta Oecologia* 33: 56-65
- Klimkowska A, Dzierżà P, Kotowski W, Brzezińska K (2010) Methods limiting willow shrub re-growth alter initial removal on fen meadows. *Journal of Nature Conservation* 18: 12-21
- Knapp AK, Briggs JM, Collins SL, Archer SR, Bret-Harte MS, Ewers BE, Peters DP, Young DR, Shaver GR, Pendall E, Cleary MB (2008) Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology* 14: 615-623
- Kobayashi T, Hori Y, Nomoto N (1997) Effects of trampling and vegetation removal on species diversity and micro-environment under different shade conditions. *Journal of Vegetation Science* 8: 873-880

- Kollmann J, Pirl M (1995) Spatial pattern of seed rain of fleshyfruited plants in a shrubland grassland-transition. *Acta Oecologia* 16: 313-329
- Kollmann J, Steinger T, Roy BA (2000) Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis. *American Journal of Botany* 87: 1592-1598.
- Körner C, Stöcklin J, Reuther-Thiébaud L, Pelaez-Riedl S (2008) Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytol* 177: 698–705.
- Krebs CJ (1972) *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, New York
- L**arrère G (2009) Is there a good biodiversity and a bad biodiversity? In: *Ecosophies: la philosophie à l'épreuve de l'écologie*. Editions Dehors, Paris, France
- Lavorel S (1999) Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and distributions* 5: 3-13
- Lavorel S, McIntyre S, Grigulis K (1999) Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10: 661-672
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997) Plant functional classification: from general functional groups to specific groups of responses to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478
- Le Coeur D, Baudry J, Burel F, Thenail C(2002). Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture Ecosystems & Environment* 89 (12): 2340
- Le Floch E, Aronson, J (1995) *Ecologie de la restauration. Définitions de quelques concepts de base*. Nature-Sciences-Société, n° hors-série: 29-35
- Le Houérou HN (1969) La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). *Annales Institut National de la recherche Agronomique* 42-5 Tunis.
- Le Houérou HN (1981) Impact of man and his animals on mediterranean vegetation. In: Di Castri F, Goodal DW, Specht RL (Eds.) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam
- Le Houérou HN (1995) Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sècheresse* 6: 167-182
- Leveau P (2004) L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau: relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30: 25-33
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967

- Liancourt P, Tielbörger K, Bangerter S, Prasse R (2009) Components of competitive ability in the LHS model : Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. *Basics & Applied Ecology* 10:707-714
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P et al. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433–438
- Loucougaray G (2003) regimes de pasturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais poitevin). Phd Thesis, Université de Rennes 1
- M**ackenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248–2255.
- Maestre F, Bowker M, Puche M, Hinojosa B, Martinez I, Garcia-Palacios P, Castillo A, Soliveres S, Luzuriaga A, Sanchez A, Carreira J, Gallardo A, Escudero A (2009) Shrub encroachment can reserve desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology letters* 12:930-941
- Mandelbrot B (1960) The Pareto-Levy and the distribution of income. *International Economic review* 1(2): 79-106
- Mandelbrot B (1982) The fractal geometry of nature. Henry Hold and compagny
- Mandelbrot B (1985) Self-Affine fractals and fractal dimension. *Physica Scripta* doi:10.1088/0031-8949/32/4/001
- Manzano P, Malo E (2006) Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244-248
- Masip AC (1991) Le peuplement végétal de la réserve de Peau de Meau. Données pour la gestion. Thèse de 3e cycle. Université de Barcelone
- Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2014) Impacts de différents régimes de perturbations et niveaux de ressource hydrique pour contrôler une espèce proliférante dans un écosystème pseudo-steppique: le cas de *Rubus ulmifolius* Schott. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône, France). *Acta Botanica Gallica-Botany Letters*

- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668
- May RM (1975) Patterns of species abundance and diversity. In: Cody ML, Diamond JM (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Mayfield MM, Levine J (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093
- Mazzorali AC, Comparatore VM, Bedmar F (2011) Control of elmleaf blackberry invasion in a nature reserve in Argentina. *Journal of Nature Conservation* 19: 185–191
- McDowell SCL (2002) Photosynthetic characteristics of invasive and non-invasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 89: 1431–1438
- McDowell SCL, Turner D (2002) Reproductive effort in invasive and non-invasive *Rubus*. *Oecologia* 133: 102–111
- McEvoy PM, Flexen M, McAdam JH (2006) The effects of livestock grazing on ground flora in broadleaf woodlands in Northern Ireland. *Forest Ecology Management* 225: 39–50
- McEvoy PM, McAdam JH (2002) Coppice management and biodiversity enhancement: an investigation in Glenarm woods. *Co Antrim Tearmann* 2: 39–52
- McGarigal K, Cushman SA, Neel MC, Ene E (2002) FRAG-STATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available from <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGregor BA (1996) Using goats for the control of blackberries in north-eastern Victoria. In: Sheperd RCH (Eds.) *Eleventh Australian Weeds Conference Proceedings*. Melbourne, Victoria.
- McIntyre S, Hobbs R (1999) A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13: 1282–1292
- McIntyre S, Lavorel S (2001) Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and functional types. *Journal of Ecology* 89(2): 209–226
- Médail F, Quézel P (1997) Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84 : 112–127
- Mesléard F, Lepart J (1991) Germination and seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. *Journal of Vegetation Science* 2: 155–164.
- Mesléard F, Mauchamp A, Pineau O, Dutoit T (2011) The key role of rabbit to limit shrub colonization of the Mediterranean xero-halophytic swards: a threat in the context of rabbit populations decline. *Ecosciences* 18:37–41

- Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2005) Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis, World Resources Institute, Washington, DC
- Miller JR, Hobbs RJ (2007) Habitat Restoration: Do We Know What We're Doing? *Restoration Ecology* 15 : 382–390
- Molinier R, Tallon G (1950) La végétation de La Crau (Basse-Provence). *Revue générale de Botanique* 56: 1-111
- Molliex S, Siame L, Bourlès D, Bellier O, Bruacher R, Clauzon G (2013) Quaternary evolution of a large alluvial fan in a periglacial setting (Crau Plain, SE France) constrained by terrestrial cosmogenic nuclide (^{10}Be). *Geomorphology* 195: 45-52
- Montaldo HN (2000) Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. *Rev Chil Hist Nat.* 73: 511-524
- Montety de V (2008) Salinisation d'un aquifère captif côtier en contexte deltaïque – Cas de la Camargue (delta du Rhône, France). PhD thesis, Université D'Avignon
- Mooney H, Drake JA (1986) Ecology of biological invasions of North America and Hawai. *Ecological studies* (58) Springer Verlag, New York
- Moran MS, Clarke TR, Inoue Y, Vidal A (1994) Estimating crop water deficit using the relation between surface-air temperature and spectral vegetation index. *Remote Sensing of Environment* 49(3): 246-263
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GBA Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858
- N**aeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C (2009) Biodiversity, ecosystem functioning and human wellbeing: an ecological and economic perspective. Oxford University Press
- Naeem S, Haakansson K, Lawton JH, Crawley MJ, Thompson LJ (1996) Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos* 76: 259–264
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278-285
- Noy-Meir E (1995) Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6: 701-710
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems. I. Environment and producers. *Annual Review of Ecology & Systematics* 4: 25-52
- Noy-Meir I, Gutman M, Kaplan Y (1989) Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310

Odet J (1991) Le melon. Ctifl, Paris

Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270

Oksanen J (2011) Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. *October* 83: 922

Olioso A, Lecerf R, Baillieux A, Chanzy A, Ruget F, BAnton O, Lecharpentier P, Trolard F, Cognard-Plancq AL (2013) Modelling of drainage and hay production over the Crau aquifer for analyzing impact of global change on aquifer recharge. *Procedia Environmental Sciences* 19:691-700. DOI: 10/1016/j.proenv.2013.06.078

O'Neill RV, Johnson AR, King AW (1989) A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology* 3: 93-205

Palmer MA, Ambrose RF, Poff NL (1997) Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology* 5: 291–300

Palmer MA, Bernhardt ES, Allan JD, Lake PD, Alexander G, Brooks S, Carr J, Clayton S, Dahm CN, Follstad Shah J, Galat DL, Loss SG, Goodwin P, Hart DD, Hassett B, Jenkinson R, Kondolf GM, Lave R, Meyer JL, O'donnell TK, Pagano L, Sudduth E (2005) Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of Applied Ecology* 42: 208–217

Pärtel M, Zobel M (1999) Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography* 22: 153–159

Pausas JG, Vallejo VR (1999) The role of fire in European Mediterranean Ecosystems. In: Chuvieco E (Eds.) Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin. Springer-Verlag

Peco B, de Pablos I, Trabaand J, Levassor C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basics and Applied Ecology* 6: 175-183

Peco B, Sánchez AM, Azcárate FM (2006) Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agricultures, Ecosystems & Environment* 113: 284-294

Pennycook SR (1998) Blackberry in New Zealand. *Plant Prot Q* 13: 189-194

Peters DPC, Bestelmeyer BT, Herrick JE, Fredrickson EL, Monger HC, et al. (2006) Disentangling complex landscapes: new insights into arid and semiarid system dynamics. *Bioscience* 56: 491–501

Petraitis PS, Lathman RE, Niesembaum RA (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Rew. Bio.* 64: 393-418

- Pickett STA, Kolasa J, Armesto JJ, Collins SL (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129–136.
- Pickett STA, White PS (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM (1995) The Future of Biodiversity. *Science* 269: 347–350
- Piqueray J, Bottin G, Delescaillie LM, Bisteau E, Colinet G, Mahy G (2011) Rapid restoration of a species-rich ecosystem assessed from soil and vegetation indicators: The case of calcareous grasslands restored from forest stands. *Ecol Indic* 11: 724–733
- Pons A, Quézel P (1998) On the installation of the Mediterranean climate. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 327: 755–760
- Poschlod P, Wallis De Vries MF (2002) The historical and socio-economic perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation* 104: 361–376
- Pottier, J., 2008. Structures spatiales et traits biologiques du voisinage de la plante au paysage. Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône. PhD thesis, Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Prach K, Hobbs RJ (2008). Spontaneous Succession versus Technical Reclamation in the Restoration of Disturbed Sites. *Restoration Ecology* 16: 363–366
- Pyšek P, Richardson DM (2008) Invasive Plants. In: Sven Erik Jorgensen, Brian D. Fath (Editor-in-Chief), *Ecological Engineering*. Vol. [3] of *Encyclopedia of Ecology*, 5 vols, Oxford: Elsevier
- Pyšek P, Richardson, DM (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. *Annu Rev Env Resour* 35: 25–55

R Development Core Team (2008) *R: A language and Environment for Statistical Computing*. Vienna. <http://www.R-project.org>.

- Ramirez JA, Diaz M (2008). The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management* 255: 1976–1983
- Rennenberg H, Herschbach C, Polle A (1996) Consequences of air pollution on shoot-root interactions. *Journal of Plant Physiology* 148 : 296–301
- Rescia AJ, Schmitz MF, Martin de Agar P, de Pablo CL, Pineda FD (1997) A fragmented landscape in northern Spain analysed at different spatial scales: implications for management. *Journal of Vegetation Science* 8 : 343–352
- Reyneri A, Pascal G, Battaglini (1994) Comparison between sheep and goats grazing behavior in native low mountains pasture. In: Gordon IJ, Rubino R (Eds.) *Grazing Behaviour of goats and sheeps*. Zaragoza, Spain

- Reynolds JF, Stafford Smith DM (2002) Do humans cause deserts? Dahlem University Press, Berlin
- Reynolds JF, Stafford Smith DM, Lambin EF, Turner BL, Mortimore M, Batterbury SPJ (2007) Global desertification: building a science for dryland development. *Science* 316: 847-851
- Richard JF (1975) Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. *L'espace géographique* 2: 81-92
- Richards CR, Haenlein GFW, Calhoun MC, Connolly JD, Weaver HG (1962) Date of cut vs. the combination of crude fiber and crude protein as estimators of forage quality. *Journal of Animal Science* 21: 844-847
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West C (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107
- Richardson DM, Rejmánek M (1998) *Metrosideros excelsa* takes off in the fynbos. *Veld & Flora* 85: 14-16
- Römermann C, Bernhardt M, Dutoit T, Poschlod P, Rolando C (2004) Historical cultivation in the Crau: the potential of characteristic coussous species to re-establish after abandonment. *Ecologia mediterranea* 30: 47-70
- Römermann C, Dutoit T, Poschlod P, Buisson E (2005) Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation* 121: 21-33
- Rossignol N, Chadoeuf L, Carrère P, Dumont B (2011) A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures. *Applied Vegetation Science* 14: 189-199
- S**ala OE, Chapin SF III, Armesto JJ et al (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Sala OE, Oesterheld M, León RJC, Soriano A (1986) Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS et al. (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846-849
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT (1965) Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346
- Scholes RJ, Archer SR (1997) Tree grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology & Systematics* 28: 517-544

- Shan Y, Chen D, Guan X, Zheng S, Chen H, Wang M, Bai, Y (2011) Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1943-1954
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4): 170-176
- Smith SA, Beaulieu JM, Donoghue MJ (2009). Mega-phylogeny approach for comparative biology: an alternative to supertree and supermatrix approaches. *BMC Evolutionary Biology* 9: 37. doi:10.1186/1471-2148-9-37
- Smythe N (1970) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 25-35
- Society for Ecological Restoration (SER) (2004) The SER International Primer on Ecological Restoration. <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration>. [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working (version 2)].
- Sommerville MM, Milner-Gulland EJ, Jones JPG (2011). The challenge of monitoring biodiversity in payment for environmental service interventions. *Biological Conservation* doi:10.1016/j.biocon.2011.07.036.
- Sousa WP (1984) The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391
- Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, Ungar ED, Kigel J (2000) Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37(2):224-237
- Stewart GB, Pullin AS (2008) The relative importance of grazing stock type and grazing intensity for conservation of mesotrophic old meadow pasture. *Journal of Nature Conservation* 16 (3): 175-185
- Stone JL (1995) Pollen donation patterns in a tropical distylous shrub (*Psychotria suerrensii*, Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82: 1390-1398
- Sutherland JP (1974) Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist* 108: 859–873
- SymCrau (Syndicat mixte d'étude et de gestion de la nappe de la Crau) (2009) Diagnostic qualitatif/quantitatif et analyse de l'évolution des risques sur la nappe de la Crau. Rapport de synthèse, Istres, France

Tatoni T, Roche P, Médail F, Barbaro M (2004) The impact of changes in land use on ecological patterns in Provence (Mediterranean France). In: Mazzoleni S, Di Pascale G, Di Martino P,

- Rego F, Mulligan M (Eds.) Recent dynamics of Mediterranean vegetation and landscape. John Wiley & Sons, London
- Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, Halle SS (2004) Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island press, Washington
- Ter Braak CGF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179
- Teyssèdre A. (2004) Vers une sixième grande crise d'extinctions ? In : Barbault R, Chevassus-au-Louis B (Eds.), Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche, édition ADPF
- Thies C, SteffanDewenter I, Tschamntke T (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101 (1): 1825
- Thompson K, Hodgson JG, Tich CG (1995) Native and alien invasive plants: more of the same ? *Ecography* 18: 390-402
- Thompson M (1997) Survey of Chromosome Numbers in *Rubus* (Rosaceae: Rosoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 128-164
- Throop HL, Reichmann LG, Sala OE, Archer SR (2012) Response of dominant grass and shrub species to water manipulation: an ecophysiological basis for shrub invasion in a Chihuahuan Desert Grassland. *Oecologia* 169: 373-383
- Tighe M, Reid N, Wilson B, Briggs SV (2009) Invasive native scrub and soil condition in semi-arid south eastern Australia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132: 212-222
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16
- Tilman D (1997) Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78(1): 81-92
- Tilman D, Hill J, Lehman C (2006) Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science* 314: 1598–1600
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843– 845
- Tonioli M, Escarré J, Speranzá M (2001) Facilitation and competition affecting the regeneration of *Quercus pubescens* Willd. *Ecoscience* 8 (3): 381-391
- Triat-Laval (1975) L'analyse pollinique de la tourbière de Fos-sur- Mer (Bouches-du-Rhône), *Ecologia Mediterranea* 1: 109-121
- Trolard F, de Mordant de Massiac JC, Dangeard ML, Bourrié G, Lecerf R, Le Pors B, Chanzy A, Dangeard A, Keller C, Charron F et consortium Astuce et tic (2013) La disparition des habitats naturels et agricoles vue par le programme Astuce et tic. In: Tatin L, Wolff A,

BOutin J, Colliot E, Dutoit T, coordinateurs (Eds.) *Ecologie et conservation d'une steppe méditerranéenne La plaine de Crau*. Editions Quae

Tscharntke T, Rand TA, Bianchi, F (2005) The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42: 421-432

Turner, M.G., 1987. *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. Springer-Verlag, New York, USA

Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (1980) *Flora Europea* (Vol 5). Cambridge University Press, Cambridge

Uytvanck JV, Maes D, Vandenhaute D, Hoffmann M (2008) Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biological Conservation* 141: 78-88

Uytvansek J, Hoffmann M (2009) Impact of grazing management with large herbivores on forest ground flora and bramble understorey. *Acta Oecologia* 35(4): 523-532

Van Andel J, Grootjans AP (2006) Concepts in restoration ecology. In: Van Andel J, Aronson J (Eds.) *Restoration Ecology. The New Frontier*. Blackwell, Oxford

Van Auken OW (2000) Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 197-215

Van Auken OW (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90(10): 2931-2942.

Van der Maarel E (1996). Pattern and process in the plant community: Fifty years after AS Watt. *Journal of Vegetation Science* 7(1) : 19-28.

Van der Maarel E (2005) *Vegetation ecology*. Blackwell publishing, Oxford

Vasconcelos MJP, Mussa Biai JC, Araujo A, Diniz MA (2002) Land cover change in two protected areas of Guinea-Bissau (1956-1998). *Applied Geography* 22: 139-156

Viehmeyer FJ, Hendrickson, AH (1931) The moisture equivalent as a measure of the field capacity of soils. *Soil Sci* 32:181-193

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277 : 491-499

Von Bertalanffy L (1968) *General system theory: Foundations, development, applications*

Wackernagel M, Rees W (1996) *Our Ecological Footprint: Reducing Human Impact on the Earth*. Gabriola Island, New Society Publishers, Gabriola Island, BC, Canada

- Wainwright CE, Wolkovich EM, Cleland EE (2012) Seasonal priority effects: implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *Journal of Applied Ecology* 49: 234–241
- Walker KJ, Stevens PA, Stevens DP, Mountford JO, Manchester SJ, Pywell RF (2004) The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation* 119: 1–18
- Walker LR, Del Moral R (2003) Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press.
- Wehrlen L (1985) La ronce (*Rubus fruticosus* L. agg.) en forêt. *Revue Forestière Française* 37(4): 288–304
- Wendland KJ, Honzák M, Portela R, Vitale B, Rubino S, Randrianarisoa J (2010). Targeting and implementing payments for ecosystem services: Opportunities for bundling biodiversity conservation with carbon and water services in Madagascar. *Ecological Economics* 69(11): 2093–2107
- White PS, Jentsch A (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Prog Bot* 62: 399–450.
- White PS, Jentsch A (2004) Disturbance, succession, and community assembly in terrestrial plant community. In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nutton T, Halle S (Eds.) *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press
- White PS, Pickett STA (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: White PS, Pickett STA (Eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego, California
- White RP, Murray S, Rohweder M (2000) Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. World Resources Institute, Washington DC
- Willems JH (1990) Calcareous grasslands in continental Europe. In: Hiller SH, Walton DWH, Wells DA (Eds.) *Calcareous grasslands: ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntingsham
- Willems JH (2001) Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restoration Ecology* 9: 147–153
- Williams K, Westrick LJ, Williams BJ (2006) Effects of blackberry (*Rubus discolor*) invasion on oak population dynamics in a California savanna. *Forest Ecology Management* 228: 187–196
- Woldu Z, Saleem MAM (2000) Grazing induced biodiversity in the highland ecozone of East Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 79: 43–52
- Wolff A (2010) Plan de gestion de la Reserve naturelle nationale des Coussouls de Crau, Section A : Diagnostic et enjeux. Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Cote d'Azur, Saint-Martin-de-Crau, France.

Wolff A, Tatin L, Dutoit T (2013) La Crau, une steppe méditerranéenne unique en France ? In: Tatin L, Wolff A, BOutin J, Colliot E, Dutoit T, coordinateurs (Eds.) *Ecologie et conservation d'une steppe méditerranéenne La plaine de Crau*. Editions Quae

Wu J (1999) Hierarchy and Scaling: Extrapolating Information Along a Scaling Ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing* 25: 367-380

Wu J, Loucks OL (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 70(4): 439-466

Yao J, Peters DPC, Havstad KM, Gibbens RP, Herrick JE (2006) Multi-scale factors and long-term responses of Chihuahuan Desert grasses to drought. *Landscape Ecology* 21: 1217-1231

Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001) Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological restoration* 19: 5-18

Young TP, Petersen DA, Clary JJ (2005). The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8(6): 662-673

Zajac M, Zajac A (2009) Apophytes as invasive plants in the vegetation of Poland. *Biodiversity Research and Conservation* 15: 35-40

Zalba SM (2005) El manejo cinetífico. Un terreno común para la investigación, la gestión de áreas protegidas y el conocimiento local. *Revista de la Administración de Parques Nacionales (Argentina)* 2: 41-43

Zavaleta ES, Hulvey KB (2004) Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306(5699): 1175-1177

Zobel M (1997) The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269

Annexes

Appendix 1. Liste des Productions scientifiques réalisées durant la période de thèse**Article publié dans une revue internationale indexée**

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2014) Impacts de différents régimes de perturbations et niveaux de ressource hydrique pour contrôler une espèce proliférante dans un écosystème pseudo-steppique: le cas de *Rubus ulmifolius* Schott. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône, France). *Acta Botanica Gallica - Botany Letters* 161(3):261-275 (CI₂₀₁₃= 0.235 Q4)

Article soumis dans une revue internationale indexée

Masson S, Mesléard F, Dutoit T. Using shrub-clearing, draining and herbivory to control bramble (*Rubus ulmifolius* Schott) in a Mediterranean dry grassland (La Crau, South-Eastern France). *Environmental Management* (Soumis). (CI₂₀₁₃= 1.648 Q2)

Chapitre d'ouvrage scientifique à comité de lecture

Dutoit T, Buisson E, Fadda S, Henry F, Coiffait-Gombault C, Jaunatre R, Alignan JF, **Masson S**, Bulot A (2013) The pseudo-steppe of La Crau (South-Eastern France): origin, management and restoration of a Mediterranean rangeland. pp. 287-301. In Traba J, Morales M (Eds.) *Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration*. Nova Publishers, USA

Présentations dans un colloque international avec comité scientifique

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2013) Disentangling the impacts of former cultivation from stress removal to restore Mediterranean steppe plant communities colonized by brambles (*Rubus ulmifolius* Schott.). In 5th World Conference on Ecological Restoration. Madison, USA, October 6 - 11 2013

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2013) Mediterranean steppe plant communities are more strongly impacted by water stress removal than by former disturbances linked to cultivation. In 56th IAVS Symposium, Tartu, Estonia, 26-30 June 2013

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2011) Scrub clearing induce rapid botanical changes in the Mediterranean steppe of La Crau (South-eastern France). In "Conservation Sciences in the Mediterranean Region", 8-10 December 2011, Tour du Valat, Arles, France

Présentations dans un colloque national avec comité scientifique

Dutoit T, **Masson S**, Mesléard F (2014) Impacts du débroussaillage, de l'assèchement et de l'herbivorie pour contrôler la colonisation de la ronce (*Rubus ulmifolius* Schott) dans une terre de parcours méditerranéenne (La Crau, Sud-est de la France). In "Dixième colloque en Ecologie des Communautés VEGétales" (ECOVEG10), Université de Lyon, Lyon 09-11 avril 2014 (communication orale)

Masson S, Gauvain M, Mesléard F, Dutoit T (2013) Discriminer les effets des stress et des régimes de perturbations pour expliquer l'organisation et la dynamique des communautés végétales. In Neuvième colloque en Ecologie des Communautés VEGétales (ECOVEG9), Université François Rabelais, Tours, 03-05 avril 2013 (communication orale)

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2012) Approche multi-niveaux des impacts du débroussaillage et du pâturage d'une espèce prolifératrice (*Rubus ulmifolius* Schott). In Huitième colloque en Ecologie des Communautés VEGétales (ECOVEG8), Université de Lorraine, Nancy, 28-30 mars 2012 et in Rever4. Rêver et Analyser. Université de Lyon, Lyon 06-07 novembre 2012 (poster)

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2011) Origin and impact of bramble colonization on the biodiversity of a xeric steppe: which type of ecological restoration? In 54th IAVS Symposium. Lyon, France, June 20-24 2011 (poster)

Masson S, Mesléard F, Dutoit T (2011) Entre régimes de perturbations et ressources hydriques, qui discriminent le plus la colonisation de la ronce (*Rubus ulmifolius* L.)? In « Septième colloque en Ecologie des Communautés Végétales » ECOVEG7, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Suisse, 30 mars au 01 avril 2011 (poster)

Masson S, Mesléard M, Dutoit T (2011) Origine et impacts sur la biodiversité de la colonisation par la ronce : vers quelle restauration écologique ? In Rever3. Rêver et s'associer. Conseil Général de la Moselle, Metz, 3-4 février 2011 (poster)

Participation à un contrat de recherche

Contrat CEN-PACA (2012 – 2014). « Restauration écologique des écosystèmes dégradés par pilotage in situ des régimes de perturbations et des ressources trophiques : le cas de la ronce *Rubus* sp. dans les friches et coussouls de Crau ». 15 000€ (coordinateur T. Dutoit).

Encadrement de Master 2

Gauvain M (2012) La colonisation de la ronce dans un parcours méditerranéen : conséquences sur la diversité végétale. Muséum National d'Histoire Naturelle, UPMC. (Taux d'encadrement 50%)

Encadrement d'un stage de Licence, 3^{ème} année

Bizard A (2012) Biologie de la conservation, écologie de la restauration : conservation des communautés végétales dans la steppe de Crau. Poster de Stage L3, Université d'Avignon. (Mai 2012, taux d'encadrement 30%)

Appendix S.2.1. Taxa recorded in the nine study sites in the La Crau steppe (southeastern France). Values correspond to the mean frequency (%) of each taxa for the seven different treatments C: Control; F: Fallow; FR: Fallow and Rubus; FI: Fallow with Infiltration; FIR: Fallow with Infiltration and Rubus; I: Infiltration; IR: Infiltration with Rubus. Common species on the seven treatments are underlined. Species used for functional analysis based on CSR strategies (Grime, 1979) are preceded by an asterisk (*; 175 species). Species exclusively found in control (steppe) are in bold. Frequencies of species found only in one type of treatment are in bold (2 species in F treatment; 4 in FR treatment; 7 in FIR treatment; 9 in IR treatment and 12 in I treatment). Nomenclature: Vélà et al. (1999). Abbreviations: C = Control; F = Fallow; I= Infiltrations; FI = Fallow with Infiltrations; FR= Fallow with brambles; IR= Infiltrations with brambles; FIR = Fallow with infiltrations and brambles.

Appendix S.2.1. Taxa recorded in the nine study sites in the La Crau steppe

Taxa	Treatment	C	F	FR	I	IR	FI	FIR
<i>Aegilops ovata</i> L.*		8.9	-	3.3	-	-	-	-
<i>Aira cupaniana</i> Guss.*		50.0	-	13.3	-	6.7	10.0	6.7
<i>Allium</i> sp.		4.4	3.3	-	13.3	10.0	-	-
<i>Anagallis arvensis</i> L. subsp. <i>Arvensis</i> *		1.1	-	-	6.7	3.3	13.3	3.3
<i>Andryala integrifolia</i> L.*		10.0	23.3	13.3	-	-	13.3	-
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.*		1.1	-	-	30.0	23.3	-	-
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.*		-	-	-	-	10.0	-	-
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.*		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Arenaria leptoclados</i> (Rchb.) Guss.*		4.4	26.7	6.7	-	-	-	-
<i>Asperula cynanchica</i> L.*		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Asphodelus ayardii</i> Jahand. & Maire*		11.1	-	3.3	13.3	3.3	3.3	-
<i>Asterolinon linum-stellatum</i> (L.) Duby*		38.9	-	16.7	-	-	13.3	13.3
<i>Avena barbata</i> Link*		35.6	30.0	23.3	6.7	13.3	3.3	3.3
<i>Avena sterilis</i> L.*		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Avenula bromoides</i> (Gouan) H.Scholz*		1.1	-	3.3	-	-	-	-
<i>Bellis sylvestris</i> Cirillo		46.7	16.7	30.0	33.3	33.3	10.0	3.3
<i>Bombycilaena erecta</i> (L.) Smoljan.*		-	3.3	3.3	10.0	13.3	3.3	-
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng*		56.7	23.3	16.7	33.3	30.0	20.0	6.7
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P.Beauv.*		45.6	13.3	16.7	6.7	3.3	3.3	-
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult.*		-	-	-	70.0	63.3	76.7	60.0
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv.*		78.9	6.7	6.7	20.0	33.3	-	-
Brassicaceae		-	3.3	-	-	6.7	-	-
<i>Bromus diandrus</i> Roth*		4.4	-	-	-	-	-	-
<i>Bromus hordeaceus</i> L.*		68.9	80.0	50.0	36.7	20.0	30.0	16.7
<i>Bromus lanceolatus</i> Roth*		-	3.3	16.7	23.3	16.7	16.7	6.7
<i>Bromus madritensis</i> L.*		55.6	56.7	46.7	16.7	23.3	36.7	20.0
<i>Bromus rubens</i> L.*		8.9	30.0	20.0	-	-	6.7	-
<i>Bromus sterilis</i> L.*		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Calamintha nepeta</i> (L.) Savi*		17.8	86.7	83.3	13.3	20.0	60.0	53.3
<i>Campanula erinus</i> L.*		-	13.3	-	-	-	-	-
<i>Camphorosma monspeliaca</i> L.*		2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.*		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Cardamine hirsuta</i> L.*		-	-	-	3.3	6.7	-	-
<i>Carduus nigrescens</i> Vill.*		22.2	-	3.3	-	3.3	-	-
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.*		2.2	10.0	3.3	-	-	6.7	16.7
<i>Carduus</i> sp.		2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Carex divisa</i> Huds.*		-	-	3.3	10.0	6.7	3.3	6.7
<i>Carex divulsa</i> Stokes*		-	-	3.3	-	-	-	-
<i>Carex flacca</i> Schreb.*		-	-	-	-	-	3.3	3.3
<i>Carlina corymbosa</i> L.*		26.7	6.7	-	-	-	-	-
<i>Carlina lanata</i> L.		1.1	-	-	-	3.3	-	-
<i>Carthamus lanatus</i> L.*		22.2	23.3	3.3	-	-	-	-
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb.*		15.6	6.7	23.3	-	-	6.7	3.3
<i>Celtis australis</i> L.		-	-	3.3	-	-	-	-
<i>Centaurea melitensis</i> L.*		-	-	-	-	-	6.7	6.7
<i>Centaurium</i> sp.		-	3.3	-	-	-	3.3	-
<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufur.*		-	-	3.3	-	-	3.3	6.7
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.*		14.4	30.0	20.0	23.3	23.3	16.7	16.7
<i>Cerastium pumilum</i> Curtis*		1.1	-	-	-	-	-	3.3
<i>Cerastium semidecandrum</i> L.* (I)		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.*		1.1	3.3	-	26.7	26.7	20.0	20.0
<i>Convolvulus cantabrica</i> L.*		4.4	-	-	-	-	-	-
<i>Convolvulus lineatus</i> L.* (I)		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Coryza</i> sp.		-	-	10.0	10.0	-	26.7	20.0
<i>Cornus sanguinea</i> L.*		-	-	-	-	-	-	3.3
<i>Crassula tillaea</i> Lest.-Garl.		2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.*		-	-	-	-	-	-	6.7
<i>Crepis foetida</i> L.*		14.4	20.0	6.7	-	-	3.3	-
<i>Crepis micrantha</i> (Czerep).		1.1	-	-	-	3.3	-	-
<i>Crepis pulchra</i> L.*		4.4	-	6.7	-	3.3	3.3	-
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.*		20.0	16.7	20.0	16.7	13.3	30.0	10.0
<i>Crepis vesicaria</i> L.*		2.2	40.0	26.7	6.7	-	-	3.3
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.*		4.4	6.7	-	20.0	20.0	13.3	-
<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.*		-	-	3.3	-	13.3	-	16.7
<i>Cynosurus echinatus</i> L.*		4.4	-	-	-	-	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.*		70.0	30.0	46.7	20.0	16.7	10.0	10.0
<i>Daucus carota</i> L.*		3.3	3.3	-	-	-	3.3	-
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.*		-	10.0	6.7	-	-	-	-
<i>Dittrichia viscosa</i> (L.) Greuter*		2.2	-	3.3	-	-	6.7	-
<i>Echium aspernum</i> Lam.		3.3	3.3	-	-	-	-	3.3
<i>Echium vulgare</i> L.*		-	-	-	3.3	-	-	3.3
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.*		18.9	30.0	6.7	-	-	13.3	16.7
<i>Erophila verna</i> (L.) Chevall.*		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Eryngium campestre</i> L.*		30.0	16.7	16.7	3.3	-	3.3	-
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.*		63.3	63.3	20.0	13.3	10.0	30.0	10.0
<i>Euphorbia exigua</i> L.*		75.6	33.3	10.0	43.3	33.3	16.7	3.3
<i>Euphorbia falcata</i> L.		7.8	-	-	3.3	-	-	-
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.*		-	16.7	3.3	-	-	-	-
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.		24.4	13.3	3.3	-	-	-	-
<i>Festuca</i> sp.		11.1	-	-	30.0	16.7	-	-

Appendix S.2.1. Taxa recorded in the nine study sites in the La Crau steppe

Taxa	Treatment	C	F	FR	I	IR	FI	FIR
<i>Filago gallica</i> L.		51.1	3.3	-	13.3	3.3	16.7	6.7
<i>Filago pygmaea</i> (L.) Brot.*		8.9	-	-	-	-	-	-
<i>Filago pyramidata</i> L.*		4.4	3.3	-	-	-	-	-
<u><i>Filago vulgaris</i> Lam.*</u>		26.7	23.3	10.0	26.7	20.0	30.0	6.7
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.*		3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Fumana ericoides</i> (Cav.) Gand.*		-	3.3	-	3.3	-	-	-
<i>Galactites elegans</i> (All.) Soldano*		1.1	3.3	13.3	-	10.0	3.3	-
<i>Galium aparine</i> L.*		-	-	3.3	-	3.3	-	-
<i>Galium murale</i> (L.) All.*		30.0	33.3	26.7	-	10.0	36.7	36.7
<u><i>Galium parisiense</i> L.*</u>		65.6	26.7	43.3	23.3	16.7	50.0	33.3
<i>Galium</i> sp.		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Galium verum</i> L.*		2.2	-	-	6.7	3.3	-	-
<u><i>Geranium dissectum</i> L.*</u>		-	20.0	13.3	23.3	20.0	3.3	3.3
<u><i>Geranium molle</i> L.*</u>		57.8	63.3	26.7	6.7	10.0	43.3	30.0
<i>Geranium robertianum</i> L.* subsp. <i>purpureum</i> (Vill.) Nyman		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Geranium rotundifolium</i> L.*		1.1	-	16.7	-	6.7	3.3	3.3
<i>Hainardia cylindrica</i> (Willd.) Greuter		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Hedera helix</i> L.*		-	-	-	-	-	-	3.3
<i>Hedynois cretica</i> (L.) Dum.Cours.*		13.3	6.7	3.3	16.7	-	3.3	-
<i>Helianthemum salicifolium</i> (L.) Mill.*		-	3.3	-	-	-	-	-
<i>Herniaria glabra</i> L.		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Hieracium pilosella</i> L.*		3.3	-	-	50.0	23.3	-	20.0
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Holcus lanatus</i> L.*		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.*		12.2	26.7	-	6.7	6.7	6.7	10.0
<i>Hypericum perforatum</i> L.*		1.1	3.3	16.7	3.3	-	56.7	26.7
<i>Hypochaeris glabra</i> L.*		28.9	10.0	3.3	6.7	-	6.7	-
<i>Hypochaeris radicata</i> L.*		1.1	3.3	-	3.3	-	-	-
<i>Lactuca serriola</i> L.*		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Lactuca virosa</i> L.*		-	-	3.3	3.3	-	-	-
<i>Lamium amplexicaule</i> L.*		3.3	-	-	-	-	3.3	-
<i>Lavandula latifolia</i> Medik.*		10.0	-	3.3	3.3	3.3	-	3.3
<i>Leontodon tuberosus</i> L.*		12.2	16.7	20.0	-	-	-	-
<i>Lepidium graminifolium</i> L.*		2.2	43.3	26.7	-	-	16.7	13.3
<i>Linaria arvensis</i> (L.) Desf.*		5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Linaria pelisseriana</i> (L.) Mill.*		3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Linum strictum</i> L.*		2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Linum trigynum</i> L.*		56.7	10.0	23.3	10.0	6.7	6.7	-
<u><i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.*</u>		46.7	73.3	80.0	-	3.3	50.0	63.3
<i>Lolium perenne</i> L.*		1.1	3.3	3.3	6.7	3.3	-	-
<i>Lythrum hyssopifolia</i> L.		-	-	-	6.7	3.3	-	-
<i>Lythrum thymifolium</i> L.		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Marrubium vulgare</i> L.*		-	3.3	-	3.3	-	-	-
<i>Medicago monspeliaca</i> L.		13.3	16.7	-	-	-	-	6.7
<i>Medicago polymorpha</i> L.*		-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.*		4.4	3.3	-	-	-	-	-
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.*		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Melica ciliata</i> L.*		-	36.7	26.7	10.0	13.3	-	6.7
<i>Myosotis arvensis</i> Hill.		-	-	-	-	10.0	6.7	-
<i>Myosotis discolor</i> Pers.		-	-	-	16.7	6.7	-	-
<i>Myosurus minimus</i> L.		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel*		-	-	-	-	-	-	3.3
<i>Neatostema apulum</i> (L.) I.M.Johnst.*		3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Ononis</i> sp.		4.4	-	-	3.3	-	-	-
<i>Onopordon illyricum</i> L.		3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Oxalis corniculata</i> L.*		5.6	20.0	60.0	-	3.3	50.0	53.3
<i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E.Hubb.*		-	-	-	10.0	-	10.0	-
<i>Pardoglossum cheirifolium</i> (L.) Barbier & Mathez*		2.2	30.0	16.7	-	-	-	-
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.*		-	3.3	-	3.3	13.3	10.0	16.7
<i>Phillyrea angustifolia</i> L.*		-	-	20.0	-	-	-	10.0
<i>Phleum pratense</i> L.		2.2	-	3.3	26.7	13.3	10.0	3.3
<i>Phlomis lychnitis</i> L.*		5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Picris hieracioides</i> L.*		-	6.7	3.3	-	-	6.7	16.7
<i>Plantago bellardii</i> All.		3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Plantago coronopus</i> L.*		-	-	-	3.3	-	-	3.3
<i>Plantago lagopus</i> L.*		37.8	26.7	-	13.3	-	6.7	-
<i>Plantago lanceolata</i> L.*		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i> L.*		1.1	6.7	-	6.7	6.7	-	6.7
<i>Poa bulbosa</i> L.*		68.9	10.0	10.0	6.7	3.3	-	3.3
<i>Poa pratensis</i> L.*		-	-	-	3.3	-	16.7	6.7
<i>Poa trivialis</i> L.*		-	-	-	6.7	-	-	-
<u><i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.*</u>		25.6	26.7	10.0	6.7	6.7	36.7	23.3
<i>Polygonum aviculare</i> L.*		-	-	-	-	-	-	3.3
<i>Polypogon maritimus</i> Willd. subsp. <i>maritimus</i> *		-	-	-	3.3	6.7	-	-
<i>Potentilla reptans</i> L.*		-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Prunus</i> sp.		-	-	3.3	-	-	-	-
<i>Psilurus incurvus</i> (Gouan) Schinz&Thell.		48.9	50.0	26.7	-	-	13.3	6.7
<i>Quercus pubescens</i> Willd.*		1.1	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus paludosus</i> Poir.*		13.3	6.7	3.3	13.3	10.0	-	3.3
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth*		17.8	26.7	16.7	-	-	3.3	-

Appendix S.2.1. Taxa recorded in the nine study sites in the La Crau steppe

Taxa	Treatment	C	F	FR	I	IR	FI	FIR
<i>Rosa agrestis</i> Savi*	-	-	13.3	3.3	6.7	6.7	-	-
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev*	15.6	26.7	10.0	3.3	6.7	3.3	-	-
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott*	-	-	100.0	13.3	100.0	40.0	100.0	100.0
<i>Rumex crispus</i> L.*	-	-	6.7	3.3	-	6.7	6.7	6.7
<i>Rumex pulcher</i> L.*	3.3	6.7	30.0	-	6.7	3.3	3.3	3.3
<i>Sagina apetala</i> Ard.*	4.4	6.7	3.3	16.7	10.0	16.7	20.0	20.0
<i>Salvia verbenaca</i> L.*	17.8	6.7	-	-	-	-	-	-
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.*	25.6	6.7	36.7	16.7	13.3	26.7	13.3	13.3
<i>Scilla autumnalis</i> L.*	-	-	-	3.3	-	-	-	-
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Soják*	-	-	-	36.7	20.0	6.7	-	-
<i>Scolymus hispanicus</i> L.*	1.1	-	-	-	-	-	6.7	6.7
<i>Senecio vulgaris</i> L.*	37.8	26.7	26.7	10.0	10.0	6.7	10.0	10.0
<i>Sherardia arvensis</i> L.*	45.6	16.7	10.0	20.0	10.0	33.3	3.3	3.3
<i>Sideritis romana</i> L.*	37.8	-	3.3	10.0	3.3	13.3	6.7	6.7
<i>Sixalix atropurpurea</i> (L.) Greuter & Burdet subsp. <i>maritima</i> (L.) Greuter & Burdet*	20.0	30.0	26.7	-	-	-	6.7	6.7
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill subsp. <i>asper</i> *	-	-	-	3.3	6.7	3.3	3.3	3.3
<i>Sonchus bulbosus</i> (L.) N.Kilian & Greuter.	1.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall.*	1.1	-	-	-	-	3.3	-	-
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.*	-	3.3	-	-	-	3.3	-	-
<i>Stipa capillata</i> L.	30.0	-	6.7	-	-	3.3	-	-
<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski*	1.1	-	3.3	-	-	-	-	-
<i>Taraxacum</i> sp.	-	10.0	3.3	-	-	6.7	-	-
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.*	8.9	-	-	33.3	20.0	-	-	-
<i>Teucrium polium</i> L.*	1.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thymus vulgaris</i> L.*	57.8	36.7	43.3	-	-	-	-	-
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertn.*	7.8	-	-	-	-	6.7	-	-
<i>Torilis</i> sp.	5.6	6.7	6.7	10.0	-	3.3	-	-
<i>Tragopogon porrifolius</i> L. subsp. <i>australis</i> (Jord.) Nyman*	-	-	3.3	-	-	-	-	-
<i>Trifolium angustifolium</i> L.*	-	-	-	-	-	-	3.3	3.3
<i>Trifolium arvense</i> L.*	1.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.*	7.8	6.7	-	3.3	-	3.3	3.3	3.3
<i>Trifolium cherleri</i> L.*	6.7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trifolium glomeratum</i> L.*	14.4	3.3	3.3	6.7	3.3	6.7	6.7	6.7
<i>Trifolium resupinatum</i> L.	-	-	-	6.7	-	-	-	-
<i>Trifolium scabrum</i> L.*	22.2	-	-	6.7	-	16.7	6.7	6.7
<i>Trifolium stellatum</i> L.*	17.8	6.7	-	-	-	-	3.3	3.3
<i>Trifolium subterraneum</i> L.*	5.6	3.3	-	-	-	-	-	-
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	10.0	26.7	13.3	3.3	6.7	23.3	13.3	13.3
<i>Trifolium tomentosum</i> L.*	4.4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trigonella monspeliaca</i> L.*	-	-	-	-	-	-	3.3	3.3
<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt*	4.4	-	-	3.3	-	-	-	-
<i>Valerianella</i> sp.	1.1	-	-	3.3	3.3	-	-	-
<i>Verbascum blattaria</i> L.*	-	-	-	-	3.3	-	-	-
<i>Verbascum sinuatum</i> L.*	14.4	33.3	13.3	-	-	6.7	-	-
<i>Verbena officinalis</i> L.*	-	-	-	3.3	6.7	6.7	3.3	3.3
<i>Veronica arvensis</i> L.*	38.9	30.0	73.3	30.0	36.7	63.3	46.7	46.7
<i>Veronica persica</i> Poir.*	1.1	-	-	3.3	-	-	3.3	3.3
<i>Vicia parviflora</i> Cav.*	4.4	6.7	3.3	30.0	26.7	20.0	16.7	16.7
<i>Vicia sativa</i> L.*	-	3.3	-	-	-	3.3	3.3	3.3
<i>Vulpia</i> sp.	73.3	73.3	53.3	53.3	43.3	40.0	43.3	43.3

Appendix S.3. Article faisant suite aux actes du colloque EcoVeg 9

Acta Botanica Gallica: Botany Letters, 2014
<http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2014.911113>



Société botanique de France

Impacts of disturbance regimes and rates of water resource levels in the control of bramble colonization in a pseudo-steppe ecosystem: the case of the plain of la Crau (Bouches-du-Rhône, France)

Impacts de différents régimes de perturbations et niveaux de ressource hydrique pour contrôler une espèce proliférante dans un écosystème pseudo-steppique: le cas de *Rubus ulmifolius* Schott. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône, France)

Solène Masson^{a,*}, François Mesléard^{a,b} and Thierry Dutoit^a

^aUMR CNRS-IRD IMBE, Université d'Avignon, IUT d'Avignon, site Agroparc BP 61207, 84911 Avignon, Cedex 09, France;

^bCentre de recherche de La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

(Received 4 November 2013; accepted 26 March 2014)

Résumé: Depuis des siècles, la pseudo-steppe de la Crau (sud-est de la France) est soumise à de nombreuses perturbations entraînant destruction et fragmentation de cet écosystème unique au monde. Outre une diminution de la richesse spécifique et une banalisation de la végétation, la communauté végétale est menacée par *Rubus ulmifolius* Schott qui colonise les milieux anciennement cultivés et/ou soumis à des infiltrations hydriques venant de l'irrigation des prairies de foin voisines. L'augmentation de son recouvrement entraîne une diminution des surfaces herbacées disponibles pour le pâturage ovin, responsable de l'organisation et de la structure de la formation végétale.

Afin de comprendre cette colonisation, des expérimentations *in situ* testant différents régimes de perturbation (débranchaillement et/ou pâturage) croisés à différents niveaux d'humidité du sol ont été menées de novembre 2010 à septembre 2013. Nos résultats mettent en évidence des changements significatifs de composition et une augmentation de la richesse spécifique entre les placettes débranchillées et pâturées annuellement et celles qui ne l'étaient pas. Néanmoins l'action unique d'un débranchaillement ou du pâturage n'a pas permis de maintenir le milieu ouvert. Pour contrôler cette dynamique, un débranchaillement annuel couplé à un retour du pâturage ovin est donc recommandé. De plus, la restauration du réseau d'irrigation est à envisager afin de limiter la présence de *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult. qui se développe au dépend des espèces de la steppe.

Mots clés: *Rubus ulmifolius*; colonisation; perturbation; végétation; restauration écologique; infiltrations hydriques

Abstract: The plain of la Crau, located in South Eastern France, is a unique pseudo-steppe ecosystem, characterized by the presence of a Mediterranean climate, stony soil and limestone conglomerate at 40cm depth, and a traditional sheep grazing dating back to 6,000 years. Nevertheless, for many decades, this ecosystem has been subjected to numerous exogenous disturbance regimes. Indeed, during the 16th century, the construction of channels led to the transformation of the dry grasslands into hay meadows. Moreover, during the last century, agriculture intensification and the industrial development of military activities have significantly altered the steppe. Now, the plain of la Crau is a fragmented landscape where steppe habitats are connected directly with irrigated orchards or hay meadows. The effects on plant communities have been a decrease of species richness, a trivialization of plant composition and also the colonization of disturbed areas by pioneer invasive species such as *Rubus ulmifolius* Schott, the elm leaf bramble. Absent from the original plant composition, this species can colonize areas formerly cultivated and/or subjected to water infiltrations coming from the mismanagement of the irrigation of hay meadows nearby. The increase of bramble cover is a threat to the Crau, because it causes the reduction of herbaceous community available for traditional sheep grazing, which is responsible for the organization and the structure of the steppe plant communities. To better understand this phenomenon and to discriminate the factors responsible for this colonization, an experimentation *in situ* based on the implementation of different disturbance regimes (shrub clearing and/or grazing) crossed with two levels of water resources has been carried out during three years (between November 2010 to September 2013). During this period, we have performed a monitoring of the vegetation each spring and measured the photosynthetically active radiation at different times to a year (at the moment of clearing, before and after grazing, and after the summer drought).

Our results evidence significant changes in the composition and a drastic increase of species richness between plots that were cleared and grazed each year and those that were not. These differences can be explained by a significant reduction in the area occupied by the bramble (increase of photosynthetically active radiation). However, the action of a single clearing or grazing alone did not succeed in maintaining an open environment. No significant action of the drying plots could be detected on the plant community and on the dynamics of brambles. In order to perform a potential ecological

*Corresponding author. Email: solenemasson@orange.fr

2 S. Masson et al.

restoration, an annual clearing coupled with a return of sheep grazing is recommended. In addition, the restoration of the irrigation system is considered in the discussion to limit the presence of *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult that develops probably at the expense of typical steppe species.

Keywords: *Rubus ulmifolius*; colonization; disturbance; water infiltration; vegetation; ecological restoration

Introduction

Les milieux herbacés représentent plus de 50 millions de km² de la surface terrestre (Gibson 2009). Le maintien de ces formations végétales ouvertes peut être expliqué par les conditions environnementales, qu'elles soient d'origine climatique et/ou édaphiques (Gibson 2009), mais aussi par des régimes de perturbation, le plus souvent liés aux activités humaines. En effet, ces dernières jouent un rôle déterminant dans la formation, le maintien, la distribution et la structuration des communautés végétales qui composent ces formations (Odum 1969; Connell and Slatyer 1977; Palmer, Ambrose, and Poff 1997; Van der maarel 2005).

Parmi ces formations végétales, les écosystèmes herbacés méditerranéens ont subi d'importants changements d'usage durant les deux derniers siècles (Groves and Di Castri 1991; Pausas and Vallejo 1999; Blondel et al. 2010). Bien qu'ils représentent seulement 1, 6 % de la superficie terrestre, ils abritent plus de 10 % des végétaux supérieurs, soit de 25 000 à 30 000 espèces (Russi, Cocks, and Roberts 1992; Noy-Meir 1995; Médail and Quézel, 1997; Alard et al. 2005; Dutoit et al. 2005; Bonanomi, Caporaso, and Allegranza 2006).

Les perturbations anthropiques majeures à l'origine de la formation et du maintien de ses formations végétales sont le pastoralisme et les régimes d'incendies tandis que le principal stress est la faible disponibilité de l'eau liée aux caractéristiques du climat méditerranéen (sécheresse estivale, irrégularité intra et interannuelle des précipitations) (Le Houérou 1981; Henry, Talon, and Dutoit 2010; Dutoit et al. 2011). Depuis le 20^e siècle, des changements de pratiques agricoles (mise en culture ou au contraire déprise agricole) ainsi que diverses autres activités humaines (industrielles ou militaires) ne cessent de réduire la superficie de ces milieux.

La Plaine de la Crau située dans le sud-est de la France (Bouches-du-Rhône) constitue un exemple typique de pelouse sèche méditerranéenne. Les interactions entre une pratique pastorale multiséculaire, un climat méditerranéen et un sol oligotrophe recouvert de galets sont à l'origine de la formation d'une communauté végétale particulière (Devaux et al. 1983; Dutoit et al. 2004). Composée pour plus de 50% de plantes annuelles, cette communauté est dominée par *Asphodelus ayardii* Jahand. & Maire, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., *Thymus vulgaris* L., ou encore *Stipa capillata* L. et présente l'une des plus importantes richesses spécifiques végétales de la région (Devaux et al. 1983; Buisson et al. 2004).

Depuis le 16^e siècle, ce milieu unique, seule steppe de France (Devaux et al. 1983), a subi de nombreuses dégradations, perturbations et destructions. La mise en

place d'un système d'irrigation dans le nord de la plaine a entraîné la transformation de 11 500 ha de pelouses sèches en prairies irriguées (Dutoit et al. 2004). L'exploitation de la plaine de la Crau s'est intensifiée au cours du 20^e siècle. Une large superficie de la plaine a alors été transformée en terres arables. Les activités industrielles et militaires ont, elles aussi, participé à la fragmentation de la plaine, réduisant ainsi l'aire originelle de plus de 50 000 ha à 11 500 ha, répartis dans une matrice paysagère hétérogène (cultures céréalières, vergers intensifs, zones industrielles et militaires) (Gaignard 2003).

Le pâturage joue un rôle clé dans la formation de cet écosystème. Cependant, même après 30 ans d'abandon des cultures, son retour ne permet pas à la végétation de revenir sur sa trajectoire originelle (Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006). En effet, des études ont déjà mis en évidence l'absence de banques de graines des espèces typiques de la steppe ainsi que leur faible capacité de dispersion et/ou de reproduction ce qui confère à la plaine de la Crau une très faible résilience suite à sa mise en culture même de manière très temporaire (Römermann et al. 2005).

Au cours des trois dernières décennies, ces changements d'usages ainsi qu'une mauvaise gestion du réseau d'irrigation des prairies de fauche installées depuis le 16^e siècle, ont entraîné la recolonisation spontanée de la steppe par une espèce apophyte (espèce native favorisée et propagée directement ou indirectement par les activités humaines), la ronce à feuilles d'ormes, *Rubus ulmifolius* Schott. Présente dans le bassin méditerranéen, son aire de répartition est généralement limitée, dans la steppe, aux tas de galets mis en place durant la seconde guerre mondiale pour empêcher tout avion d'atterrir. Ces tas de galets servent de perchoirs pour les espèces ornithochores. Ils constituent alors des habitats favorables pour le recrutement et le développement de cette ronce. Ces tas de galets permettent aussi la conservation d'une relative humidité tout en constituant une protection pour les jeunes plantules vis-à-vis du pâturage ovin et caprin.

Cette ronce présente de fortes capacités de reproduction, de dispersion et d'utilisation des ressources (lumière, eau, éléments minéraux). Dès lors que les conditions lui sont plus favorables, elle peut coloniser l'espace autour des tas de galets qui deviennent alors à leur tour des sources potentielles de colonisation (Johnstone 1986). La colonisation par cette espèce semble également entraîner des conséquences à l'échelle du paysage en causant la fermeture progressive de la steppe, réduisant ainsi les parcours et menaçant la pérennité des populations

d'oiseaux steppiques nicheurs (Cheylan et al. 1983; Jaunatre 2012).

De nombreuses recherches ont déjà mis en évidence que le contrôle de cette espèce par des moyens uniquement techniques était difficile et peu efficace (Pennycook 1998). En effet, *R. ulmifolius* présente de fortes capacités de reproduction et de croissance (Ferrell and Sellers 2009). Combiner un traitement chimique à un traitement mécanique semble être une méthode plus efficace (Klimkowska et al. 2010). Comme dans plusieurs pays, l'utilisation d'herbicides au sein d'une réserve naturelle est, cependant, interdite en France (Zalba 2005; Mazzolari, Comparatore, and Bedmar 2011).

Le but de cette étude est donc de tester l'impact sur la végétation (composition, richesse, diversité) de divers traitements de restauration des pelouses sèches colonisées par la ronce à feuille d'orme en utilisant: 1) le débroussaillage mécanique et/ou 2) l'assèchement de parcelles et/ou 3) le retour du pâturage mixte ovin et caprin pour éradiquer, sinon limiter, l'expansion en surface de cette espèce dans la plaine de la Crau. L'enjeu est de réussir à ramener la dynamique de la végétation sur une trajectoire successionale permettant le retour de la végétation caractéristique des pelouses sèches pseudo-steppiques de référence présentes avant les changements d'usages (phase de culture et/ou infiltration hydrique) et la colonisation concomitante par cette ronce.

Matériels et méthodes

Site atelier: le Coussoul d'Ase dans la plaine de la Crau

Située dans le sud-est de la France (Bouches-du-Rhône, 4°52'00.84"E - 43°33'25.97"N), Annexe 1 la plaine de la Crau constitue l'ancien cône de déjection de la Durance. Lors de ses changements de trajectoire, la Durance a charrié de grandes quantités de matériaux arrachés aux roches des massifs alpins dont témoigne aujourd'hui le sol recouvert sur 40 à 70% de sa surface par des galets. Le sol est de type Fersialitique leptique tronqué et peu profond. À 40 cm de profondeur, un poudingue composé de galets cimentés par l'action du calcaire des eaux de ruissellements rend la nappe phréatique inaccessible aux espèces végétales.

Soumise au climat méditerranéen, caractérisé par un été sec et aride, un hiver tempéré et humide (précipitations annuelles moyennes de 540 mm), un ensoleillement total de 3 000 h/an, ainsi qu'à l'action d'un vent dominant de nord-ouest soufflant à plus de 50 km/h pendant plus de 110 jours (Devaux et al. 1983), la Crau est, depuis des siècles, utilisée pour l'élevage extensif ovin (Leveau 2004; Henry, Talon, and Dutoit 2010).

Au cours des dernières décennies, les changements de régimes de perturbations liés aux activités humaines (intensification de l'agriculture, mise en place de systèmes d'irrigation, entre autres) ont modifié la steppe. Ces changements bénéficient à certaines espèces colonisatrices autochtones comme la ronce à feuilles d'ormes, *Rubus*

ulmifolius (Jordano 1984). Ce phénomène est notamment observé sur un parcours de la steppe nommée «Coussoul d'Ase» sur la Commune de St Martin de Crau (4°48'40.39"E-43°38'27.15"N). Cette parcelle est bordée depuis 1971, au nord et à l'ouest, par des prairies de fauche. Au sud et à l'est, des vergers intensifs de pêcheurs ont été mis en place en 1978. En 1978, 30 hectares du «Coussoul d'Ase» ont également été labourés, mais abandonnés dès 1982. Actuellement, la ronce recouvre une surface totale de 27,3 ha. Dans les années 2000, cette parcelle a fait l'objet d'aménagements pour la chasse (cultures à gibiers, layons de débroussaillage, élevage de faisans) et a servi de dépôt d'arbres fruitiers morts retirés des parcelles voisines. Comme l'attestent les photographies aériennes, le pâturage semble y être pratiqué depuis 1945 (Annexe 2).

L'irrigation par submersion tous les 10 jours de mars à octobre des prairies de foin adjacentes entraîne des infiltrations hydriques dans la partie nord-ouest du Coussoul. Ces écoulements entraînent un gradient d'humidité visible sur le terrain (présence de flaques temporaires) en fonction de la distance au canal d'irrigation du nord-ouest au sud-est. Ce gradient est également marqué par la dominance de *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult. dans les endroits les plus humides. Les labours réalisés dans les années 80 ont permis, quant à eux, l'installation de communautés plutôt dominées par des espèces rudérales telles que *Bromus hordeaceus* L., *Melica ciliata* L., *Clinopodium nepeta* (L.) Kunth ou encore *Lobularia maritima* (L.) Desv. Parce qu'il conjugue les effets des labours anciens et des infiltrations hydriques, en présence d'un morceau de steppe originelle, ce site a été retenu pour tester les effets de différents traitements de restauration.

Espèce étudiée

La ronce (famille des *Rosaceae*, genre *Rubus*, sous genre *Rubus*) est souvent définie comme un agrégat de plusieurs espèces (*Rubus fruticosus* L. *aggregate*) de par la difficulté de différenciation liée à la reproduction (sexuée, apomictique ou encore hybridations) (Wehrle 1985; Thompson 1997; Kollmann, Steinger and Roy 2000).

En Crau, l'espèce présente est la ronce à feuilles d'ormes *R. ulmifolius* (Devaux et al. 1983; Römermann et al. 2005), l'une des quatre espèces du genre capable d'une reproduction sexuée normale (Montaldo 2000; Mazzolari, Comparatore, and Bedmar 2011). D'un grand polymorphisme (feuilles alternées, fleurs roses/blanches), *R. ulmifolius* est une espèce arbustive sarmenteuse formant des fourrés épineux impénétrables (Mazzolari, Comparatore, and Bedmar, 2011). Le développement des tiges est biennuel. Seules les tiges de la seconde année donnent au cours de l'été les inflorescences, produisant ensuite le fruit composé de segments chamus comportant tous une graine.

La ronce est une espèce zoochore (Jordano 1984). Bien que sa production de graines soit importante, le taux de germination des semis est faible (Montaldo 2000); leur survie dépend, alors, de l'ombrage, de la concurrence avec d'autres espèces et de la consommation, liée à leur forte appétence, par les ovins/caprins (Mazzolari, Comparatore, and Bedmar, 2011).

Ces ronciers forment, donc, des réseaux de clones issus de la même souche vivace se développant sur des sols variés avec une préférence pour les milieux caractérisés par des espèces thermophiles en région méditerranéo-atlantique). Bien que les plantes matures n'aient pas de forts besoins photiques, une préférence pour les milieux ouverts, bénéficiant d'un fort éclaircissement, a été observée.

Le système racinaire, seule partie pérenne, est développé et lui permet de réguler ses besoins en eau et d'être adaptée à la sécheresse (McDowell and Turner 2002). Espèce compétitrice, elle est aussi facilitatrice, permettant le maintien d'espèces palatables dans un milieu pâturé et servant d'abri à de petits rongeurs (McDowell and Turner 2002).

Protocole expérimental

Afin d'éradiquer cette ronce ou d'en contenir la dynamique, trois traitements à deux modalités (présence/absence) ont été testés: le pâturage (noté P: pâturé et NP: non pâturé), le débroussaillage (noté D: débroussaillé et ND: non débroussaillé) et l'application du stress hydrique (noté AS: asséché et NAS: non asséché). Les trois traitements et les deux modalités ont également été croisés entre eux. Ainsi, huit traitements et un traitement dit de référence (se trouvant dans la zone de steppe intacte pâturée) ont été testés durant trois années (2011, 2012 et 2013). Le traitement témoin est constitué par des espaces colonisés par la ronce qui n'ont été ni débroussaillés ni asséchés, mais qui sont pâturés de manière traditionnelle par les ovins et caprins (traitement ND-NAS-P). Chaque traitement a été réalisé dans des quadrats de 10 m par 10 m avec six répétitions par traitement.

Le pâturage effectué par un troupeau de 1 100 brebis et 20 chèvres (2,7 journées/brebis/ha/an) a été appliqué durant 45 jours en deux périodes (début et fin de printemps). Des exclos constitués par des filets de 10 m par 10 m ont été placés autour des quadrats non pâturés (24 quadrats). L'assèchement a été effectué en réalisant des tranchées de 40 cm de largeur autour du quadrat (24 quadrats). Le creusement effectué par une pelleteuse a été fait jusqu'au poudingue (70 cm de profondeur en moyenne), les écoulements d'eaux étant latéraux et le poudingue rendant la nappe phréatique inaccessible à tous les végétaux. Le débroussaillage a été effectué en 2010 (24 quadrats), puis répété en 2011 et 2012 à l'automne pour les traitements débroussaillés, pâturés, asséchés ou non (12 quadrats, traitements D-AS-P et D-NAS-P).

Deux grandes zones ont été différenciées en fonction de la présence ou non d'une espèce caractéristique d'un

milieu plus humide, *Brachypodium phoenicoïdes*, le Brachypode de Phénicie. Cette zonation *a priori* permet de distinguer les zones sèches et les zones rendues plus humides par la présence d'infiltrations hydriques en provenance des prairies de fauche voisines.

Au total, 54 quadrats (soit 5 400 m²) ont été étudiés: 24 dans la zone sans Brachypode de Phénicie, 24 dans la zone avec Brachypode de Phénicie, ainsi que six dans la zone dite de référence. Chaque traitement est donc répliqué trois fois dans les deux zones.

Dans chacun des quadrats, un inventaire des espèces floristiques a été réalisé au centre de chaque quadrat dans des sous-quadrats de 5 x 5 m² durant le mois de mai de chaque année, afin d'éviter notamment les effets bordures liés au creusement des tranchées ou à la mise en place des exclos. Pour chacune des espèces présentes, un indice d'abondance a été attribué en fonction de son taux de recouvrement sur la totalité des 25 m² étudiés. Cette surface de 25 m² a été sélectionnée pour au moins recenser plus d'une espèce en dehors de la Ronce à feuilles d'Orme dans les quadrats témoins, non débroussaillés et pâturés (six quadrats) et dans ceux où le pâturage a été exclus depuis 2010 (six quadrats).

L'étude du Rayonnement Photosynthétique Actif (PAR) a été réalisée durant les trois années de l'étude à différentes périodes (au moment du débroussaillage, avant et après le pâturage, ainsi qu'après la période de sécheresse estivale, Annexe 3) à l'aide d'une sonde « *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI de Delta T Devices* ». Le PAR donne des indications sur l'ouverture du milieu et sur la lumière disponible aux plantules présentes sous les ronciers pour réaliser la photosynthèse.

Analyses statistiques

Une analyse multidimensionnelle non métrique NMDS fondée sur les rangs a été réalisée sur la matrice de la végétation afin d'ordonner les quadrats en fonction des caractéristiques des communautés végétales. Un test de permutation « *mrpp* » (*multiple response permutation*) a été effectué pour mesurer la différence entre les communautés végétales des traitements et celle de la steppe en se fondant sur la distance de Bray Curtis et sur 999 permutations.

Différents indices ont été calculés pour caractériser les communautés végétales: la richesse spécifique *S*, est déterminée en comptant le nombre total de taxa présents dans un quadrat de 25 m². L'indice de Shannon *H'* est calculé selon l'équation standard:

$$H' = - \sum p_i \ln(p_i)$$

où *p_i* représente la proportion de l'espèce *i* par rapport au nombre total d'espèces *S* dans le milieu étudié. L'indice d'équitabilité *E* a également été calculé selon la formule *E* = *H'*/*H*_{max}, pour lequel *H*_{max} est l'indice de Shannon où la distribution des espèces est parfaitement régulière (*H*_{max} = ln*S*).

La distance de Bray Curtis a été calculée afin de comparer la dissimilarité des communautés végétales entre les différents traitements et par rapport à la référence. Cet indice de dissimilarité se calcule selon l'équation:

$$BC_{jk} = 2 \frac{\sum_{i=1}^p \min(N_{ij}, N_{ik})}{\sum_{i=1}^p (N_{ij} + N_{ik})}$$

où N_{ij} est l'abondance d'une espèce i dans l'échantillon j , N_{ik} celle de la même espèce dans l'échantillon k , $\min(N_{ij}, N_{ik})$ correspond au minimum d'espèces communes aux deux échantillons, et p représente le nombre d'espèces.

Ainsi une distance a été calculée entre chaque relevé d'un même traitement et chaque relevé de la référence. La distance moyenne par traitement a, ensuite, été calculée ainsi que la distance moyenne entre les relevés de la référence. Les analyses sont, ensuite, fondées sur les différences entre les distances de chaque traitement avec la distance moyenne de référence.

La normalité des données a été testée au moyen du test de Shapiro-Wilk. Pour tester les différences de richesses spécifiques, d'indice de Shannon ou encore d'indice de dissimilarité entre les traitements, nous avons utilisé un modèle linéaire à effets mixtes avec la fonction *lmer*, en traitant les effets « zone » et « année » en effets aléatoires. Une comparaison multiple et un test post-hoc ont, ensuite, été réalisés en utilisant la fonction *glht* avec le test de Tukey. Nous avons utilisé le test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test Wilcoxon par paires avec une correction de Bonferroni lorsque la normalité n'a pas été confirmée, notamment pour les différences des mesures de PAR, testées entre les traitements, en fonction des années et des zones.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team 2008), avec les paquets supplémentaires *ade4* (Dray and Dufour 2007), *lme4* (Bates and Sarkar 2007), *multcomp* (Bretz and Hothorn 2001) et *vegan* (Oksanen 2011).

Résultats

Au cours des trois années d'étude, 245 espèces ont été recensées dans les différents traitements étudiés. L'analyse multidimensionnelle non métrique révèle que les communautés végétales varient en fonction des traitements, mais que les variations interannuelles ne sont pas déterminantes dans les changements enregistrés (Figure 1a). Ainsi, le traitement dit de référence est dominé durant les trois années d'étude par des espèces typiques de la steppe telles que *Brachypodium retusum*, *Lavandula latifolia* Medik., *Thymus vulgaris* L. ou encore *Euphorbia cyparissias* L. Quelle que soit l'année d'étude, la NMDS met en évidence des différences dans la composition des communautés végétales entre les traitements situés dans la zone sans Brachypode de Phénicie et ceux situés dans la zone avec cette espèce (Figure 1b).

Les résultats des traitements en présence du Brachypode de Phénicie sont caractérisés par des communautés végétales dominées par des espèces plutôt arbustives, telles que *Rubus ulmifolius*, *Rosa agrestis* Savi, *Ulmus campestris* Mill., mais aussi par des espèces ubiquistes telle que *Erigeron* L. sp. Dans la zone sans Brachypode de Phénicie, cette analyse met en évidence des changements de communautés végétales pour les traitements D-P-AS et D-P-NAS qui évoluent vers la communauté steppique. Lors de la première année d'application des traitements, ils étaient dominés par des espèces telles que *Melica ciliata*, *Clinopodium nepeta*, *Oxalis corniculata* L. ou *Rumex pulcher* L. qui sont des espèces plutôt de type rudéral. En 2013 les espèces dominantes sont *Bromus hordeaceus*, L. *Anisantha madritensis* (L.) Nevski, *Galium parisiense* L., *Trifolium suffocatum* L. ou *Psilurus incurvus* (Gouan) Schinz & Thell., toutes des espèces plutôt typiques de la steppe de Crau. Des changements similaires sont observés dans les communautés végétales des traitements D-P-NAS (Figure 1c).

Les modèles linéaires à effets mixtes testant les effets respectifs des facteurs année, zone et traitement (Tableau 1) montrent un effet significatif de l'année de même qu'un effet significatif de la zone avec ou sans Brachypode de Phénicie sur la richesse spécifique, l'indice de Shannon et la distance de Bray-Curtis. Ces deux facteurs sont, donc, considérés en facteurs aléatoires dans les analyses afin de ne prendre en compte que l'effet de nos traitements.

Quelle que soit l'année ou la zone étudiée, les modèles mixtes montrent un effet significatif des traitements ($df = 8$; $Chisq = 94,362$; $p < 0,001$) sur la richesse spécifique (Figure 2). Cette richesse spécifique (pour 25 m^2) est significativement supérieure dans le traitement de référence ($M = 51,1 \pm 2,07$, $p < 0,01$), mais n'est pas significativement différente de celle des traitements pâturés et débroussaillés entre 2011 et 2013, qu'ils aient été asséchés ou non (respectivement, pour les D-P-NAS, $M = 35,61 \pm 2,34$ et $M = 38,11 \pm 3,17$ pour les D-P-AS, $p < 0,001$). Les traitements ayant subi un débroussaillage, mais n'étant pas ensuite pâturés (D-NP-AS et D-NP-NAS) présentent une situation intermédiaire. Significativement différents de la référence et des traitements n'ayant pas subi de débroussaillage, ces derniers ne sont cependant pas significativement différents des traitements débroussaillés et pâturés (respectivement, $M = 30,66 \pm 2,14$ pour D-NP-NAS et $M = 30,27 \pm 2,00$ pour les traitements D-NP-AS, $p < 0,001$). Enfin, les placettes non débroussaillées présentent des richesses spécifiques significativement plus faibles que celles des placettes débroussaillées et de la référence, mais elles ne possèdent pas de différence significative entre elles. Par ailleurs, les traitements dans la zone sans Brachypode de Phénicie aboutissent à des richesses spécifiques supérieures des placettes par rapport aux effets des mêmes traitements situés en zone avec cette espèce (effet zone, $df = 2$; $Chisq = 28,899$; $p < 0,01$).

Les indices de Shannon (Annexe 4), calculés à partir du même modèle mixte, sont significativement supérieurs, mais non significativement différents entre eux pour les placettes de références ($M = 3,54 \pm 0,08$, $p < 0,001$) et les effets des traitements débroussaillés par rapport aux effets de tous les autres traitements non débroussaillés (respectivement, $M = 3,06 \pm 0,05$ pour les débroussaillés et $M = 2,53 \pm 0,08$ pour les non débroussaillés, $p < 0,001$).

L'étude de la distance de Bray Crutis complète les résultats obtenus précédemment (Figure 3). La distance de dissimilarité est significativement plus faible entre les relevés des placettes de références ($BC = 0,38 \pm 0,01$, $p < 0,001$) mais n'est pas significativement différente des distances avec les placettes débroussaillées, pâturées asséchées ou non (respectivement $BC = 0,62 \pm 0,03$ pour D-P-AS et $BC = 0,64 \pm 0,03$ pour les D-P-NAS, $p < 0,001$). Les placettes qui ont été débroussaillées, non pâturées, asséchées ou non, présentent une distance de Bray Curtis significativement différente des placettes non débroussaillées, mais pas de celles débroussaillées

pâturées, asséchées ou non (respectivement $BC = 0,67 \pm 0,025$ pour les traitements D-NP-NAS et $BC = 0,68 \pm 0,028$ pour les traitements D-NP-AS, $p < 0,001$). Elles présentent donc une situation intermédiaire. Enfin, les placettes n'ayant pas subi de débroussaillage sont significativement plus distantes que les autres placettes de la référence, mais ne présentent pas de distances significativement différentes entre elles.

L'analyse du rayonnement photosynthétique révèle aussi un effet positif des traitements (Figure 4). Quelle que soit la zone d'étude, les placettes débroussaillées et pâturées ont en effet des valeurs de PAR significativement plus élevées que les placettes non débroussaillées (z value = -37,75, $p < 0,001$). En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les effets des mêmes traitements en fonction de l'assèchement de la placette. Néanmoins, les valeurs de PAR fluctuent au cours d'une même année. Ainsi, quelle que soit l'année et la zone d'étude considérée, les valeurs de PAR les plus élevées sont associées aux traitements D-P, asséchées ou non, après la période de pâturage (respectivement

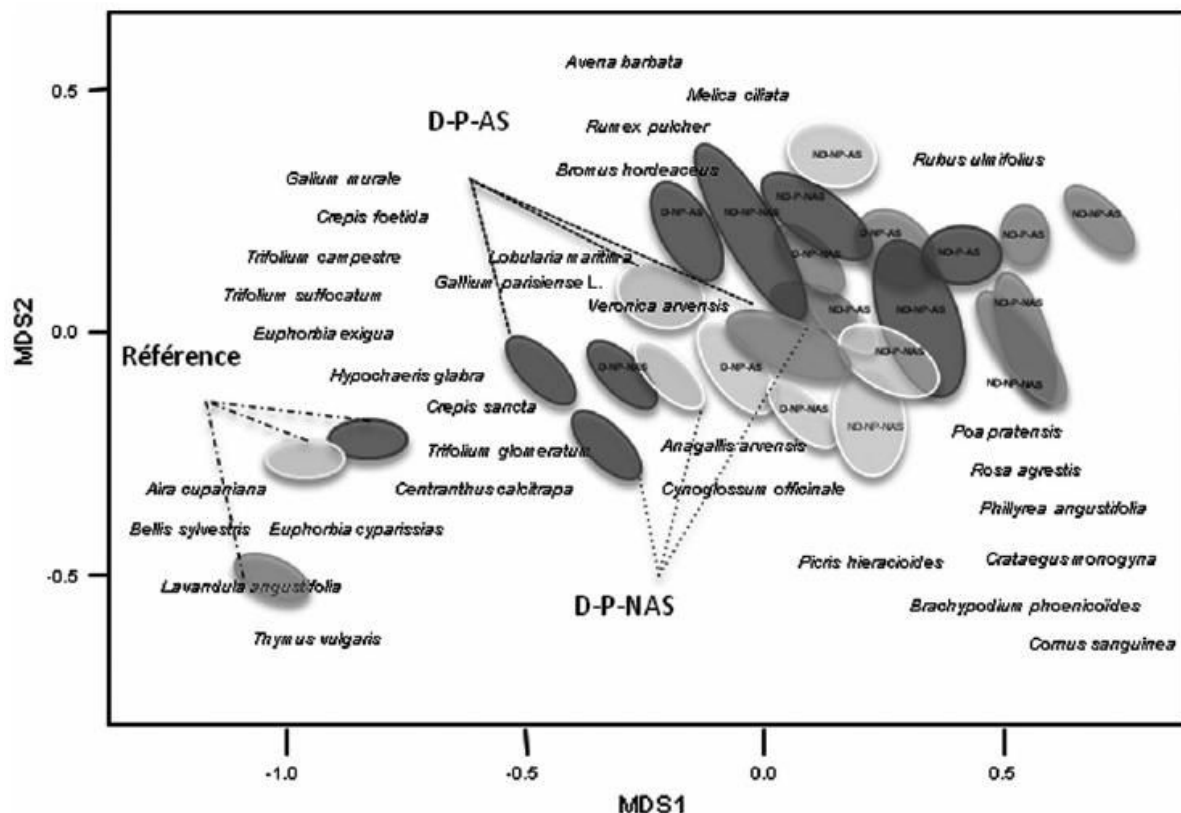


Figure 1a. NMDS réalisée sur les 245 espèces relevées en fonction a. des différents traitements et de l'année; b. en fonction des zones d'études et de l'année quel que soit le traitement et c. uniquement pour les traitements débroussaillés, pâturés asséchés ou non ainsi que la référence. Les ellipses en gris clair correspondent à l'année 2011, en gris à 2012 et en gris foncé à 2013.

Figure 1. NMDS performed on 245 species recorded according to a. the different treatments and the year, b. the study areas and the year regardless of the treatment and c. only for treatments which were clearing, grazing, drying or not and the reference. The ellipses in light gray corresponds to the year 2011, the gray ones to 2012 and the dark gray ones to 2013.

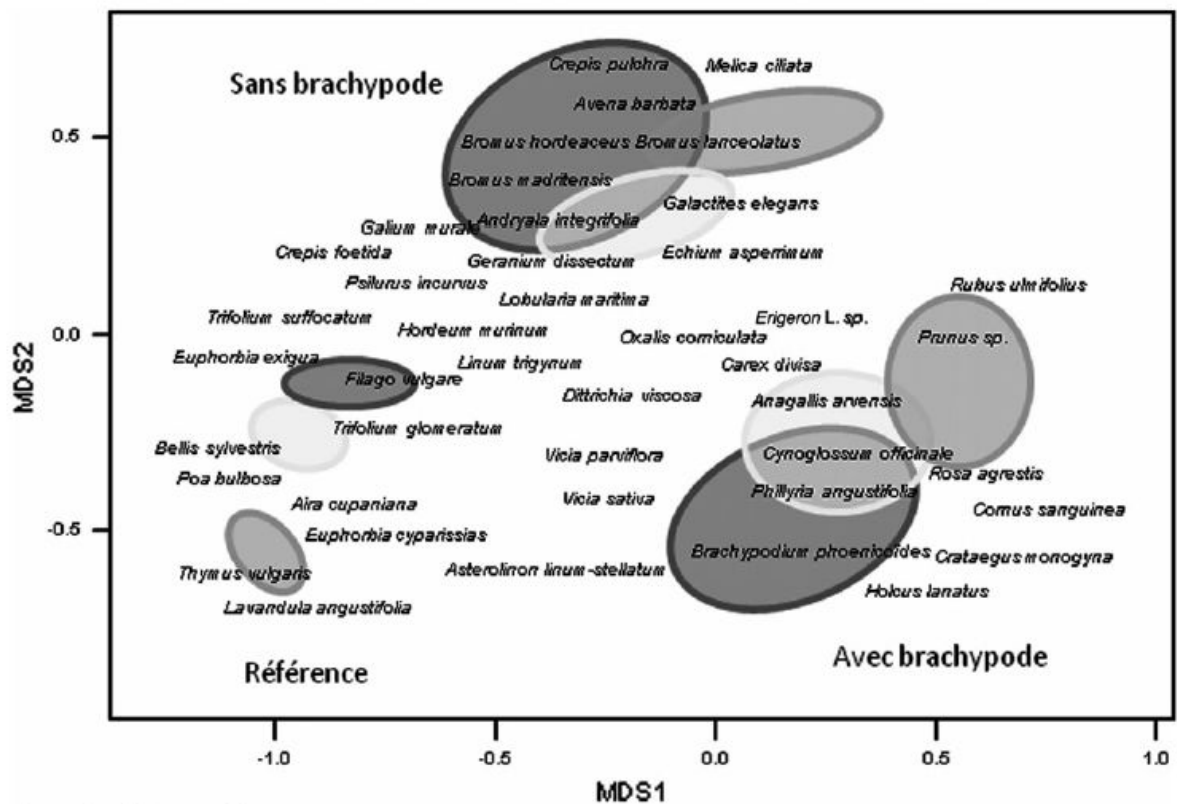


Figure 1b. (Continued)

$M = 1008,42 \pm 42,63 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les traitements D-P-AS et $M = 972,34 \pm 37,29 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, $p < 0,001$). Les valeurs du PAR diminuent significativement après la période de sécheresse ($p < 0,001$). Malgré des valeurs proches pour les placettes des traitements non débroussaillés, les valeurs des traitements débroussaillés demeurent significativement différentes des autres traitements qui eux ne sont pas différents entre eux.

Discussion

Le but de cette étude était de tester l'efficacité d'un débroussaillage mécanique et/ou de l'assèchement de parcelles et/ou du pâturage mixte ovin-caprin dans la lutte contre l'embroussaillage de la pseudo-steppe et des anciennes friches culturales par *R. ulmifolius*. L'action de ces traitements avait de plus pour but de favoriser la dynamique de régénération des espèces steppiques caractéristiques, dans l'éventualité de la mise en place d'une restauration écologique à grande échelle des parcelles embroussaillées.

Comme pour la plupart des pelouses méditerranéennes, la communauté végétale présente dans la steppe est caractérisée par une plus forte richesse

spécifique (avec en moyenne 55 espèces dans 25 m^2) (Lavorel 1999) que dans les friches culturales. La communauté végétale de la Crau est dominée par des espèces telles que *Brachypodium retusum*, *Aira cupaniana* Guss., *Euphorbia exigua* L., *E. seguieriana* Neck. ou encore *Stipa capillata* L. ainsi que par des espèces tolérantes aux stress selon la classification de Grime (1979). Des études antérieures ont déjà montré que suite à une phase culturale, la communauté végétale restait toujours différente en terme de composition, de richesse spécifique ou encore d'équitabilité, de celle de la steppe originelle et ce, même après 20 ans d'abandon et de remise en place du pâturage ovin traditionnel (Römermann et al. 2005; Jaunatre 2012; Dutoit et al. 2013). Dans notre étude, trois ans après l'application de nos traitements, des différences de composition sont encore observées entre les zones restaurées et la référence. Cependant, bien que la composition diffère, les traitements débroussaillés et pâturés annuellement, qu'ils soient asséchés ou non, n'étaient plus significativement différents de la référence à la fin des trois années d'études pour la richesse spécifique, la diversité et la similarité. Notre étude a donc mis en évidence un effet positif du débroussaillage annuel

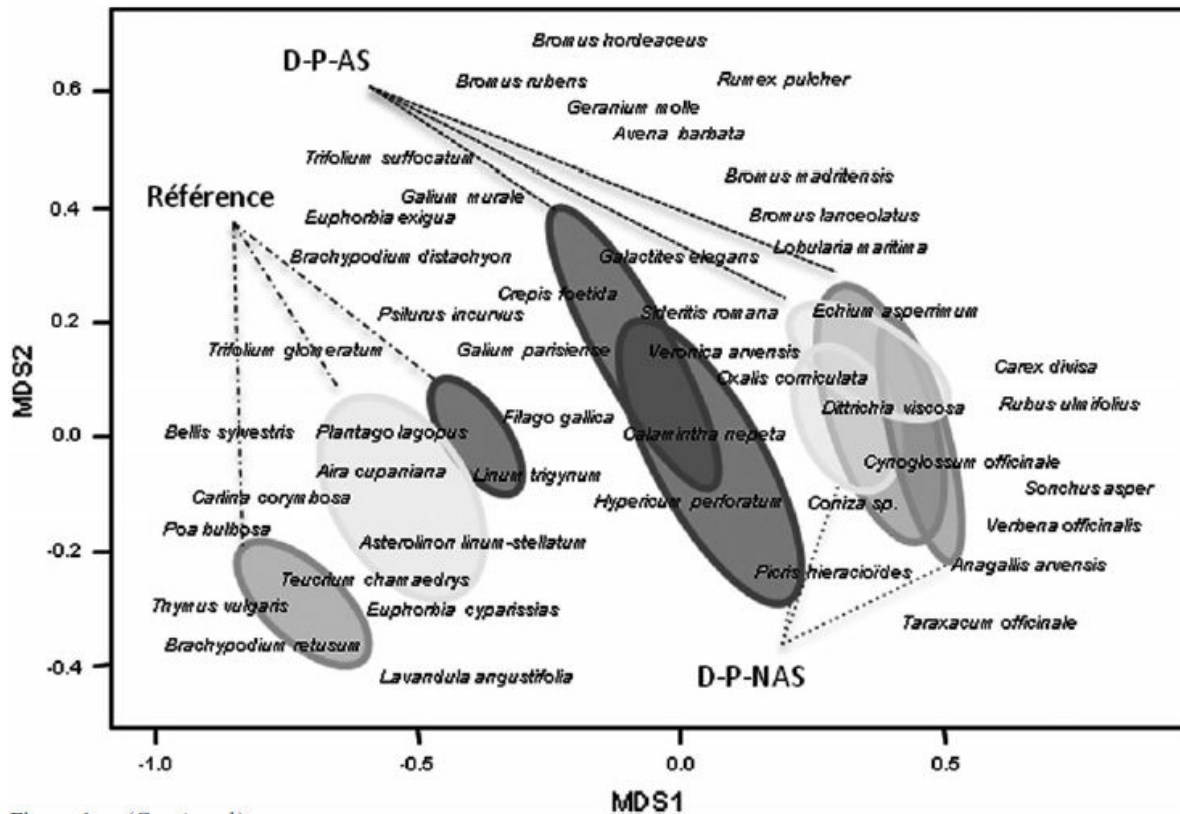


Figure 1c. (Continued)

Tableau 1. Résultats des modèles linéaires à effets mixtes testant les effets respectifs des facteurs « année », « zone » et « traitement », sur la richesse spécifique (RS), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (BC). Pour un modèle, un facteur fixe a été considéré, les 2 autres étant placés en facteurs aléatoires. (p value < 0.001 : *** ; p value < 0.01 : ** ; p value < 0.05 : *).

Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of factors « years », « area » and « treatment » on the Species-Richness (RS), the Shannon Index (H') and the Bray-Curtis Index (BC). For each model, a fixed factor was considered, others being placed in random factors. (p value < 0.001 : ***, p value < 0.01 : **, p value < 0.05 : *).

Variables à expliquer	Année			Facteurs fixes			Traitement		
	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value	Chisq	df	p value
RS	13,452	2	**	28,899	2	***	94,362	8	***
H'	37,033	2	***	19,135	2	***	91,998	8	***
BC	9,1103	2	*	46,606	2	***	64,267	8	***

couplé au pâturage dans la restauration d'anciennes friches sans stress hydrique même sur un pas de temps très court (trois années).

Les parcelles pâturées et débroussaillées annuellement (2010-2013) sont caractérisées par des milieux plus ouverts (rayonnement photosynthétique actif significativement supérieur dans ces deux traitements). Cette ouverture a ainsi permis à certaines espèces moins vigoureuses de recoloniser l'espace libéré. De tels résultats avaient déjà été démontrés lors d'une étude réalisée dans une forêt en Irlande (McEvoy, and McAdam 2006). Après chaque ouverture de milieu, l'irradiation,

plus importante, avait permis à des espèces plus petites et moins compétitrices de survivre (McEvoy, Flexen, and McAdam 2006). Au contraire, dans notre cas, le traitement impliquant un seul débroussaillage réalisé en 2010 n'a pas permis de maintenir un milieu ouvert (diminution des valeurs de rayonnement photosynthétique actif). Pour être efficace, le débroussaillage doit donc être répété plusieurs fois dans l'année afin d'épuiser les réserves contenues dans le système racinaire des ronciers (King County 2005). Si ce dernier n'est réalisé qu'une seule fois dans l'année, il est donc nécessaire de le faire soit avant la période de floraison, soit avant la montée de

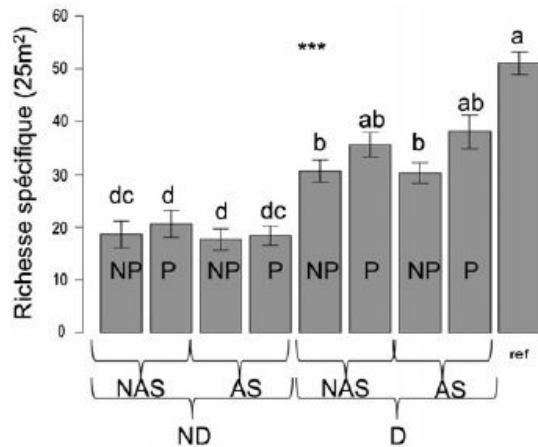


Figure 2. Moyenne des richesses spécifiques (pour 25 m²) mesurées dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D: Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Figure 2. Average Species-Richness (in 25 m²) measured in the eight treatments and in the reference performed over the three years of study, regardless of the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; ref = undisturbed reference steppe. (N=6).

la sève. L'élaboration de la sève n'aura, alors, pas lieu, ce qui entrainera la mort du système racinaire. Si le débroussaillage n'est pas effectué à la bonne période et qu'il n'est pas répété annuellement, *R. ulmifolius* peut alors repousser à partir de la couronne racinaire en densité plus forte. Les ronciers ont la capacité de recouvrir rapidement toute la végétation dans leur voisinage direct grâce à leur capacité de croissance clonale rapide (Kollman and Pirl 1995; King County 2005). Dans notre cas, le débroussaillage a été effectué à l'automne lors d'un ralentissement des mouvements de la sève. Les stocks de nutriments ayant été réalisés au cours du printemps et à la fin de l'été, la croissance des ronciers a logiquement pu reprendre lors du printemps suivant. Il est donc nécessaire de modifier la période de débroussaillage afin de maximiser son action. Pour cela, un débroussaillage printanier réalisé durant au minimum deux ans (la ronce ayant un système aérien bisannuel) est alors à préconiser.

Dans le cas où de grandes surfaces sont traitées, afin d'éviter l'érosion du sol ou encore la recolonisation du milieu ouvert par *R. ulmifolius* ou par une autre espèce invasive, le semis d'espèces appétantes (ray-grass, fétuque, sainfoin, luzerne) peut être envisagé. Si la réhabilitation du site pour la seule activité pastorale est envisagée, l'utilisation d'un semis d'herbes de printemps (vesce, avoine) pourrait être une alternative satisfaisante. En effet, en plus de stabiliser le terrain et d'éviter toute invasion, ces espèces sont extrêmement appétantes pour les ovins.

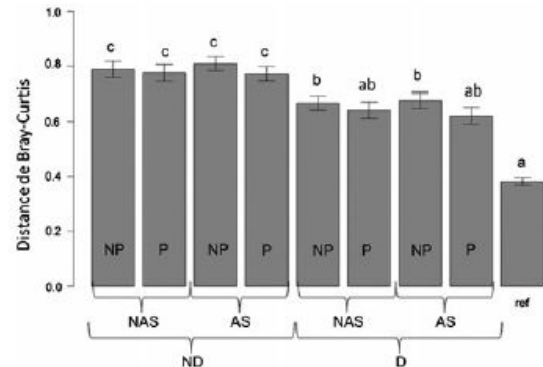


Figure 3. Indices de dissimilarité de Bray Curtis calculés dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D: Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Figure 3. Bray Curtis Indexes measured in the eight treatments and in the reference on the three years of study regardless of the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; ref = undisturbed reference steppe (N = 6).

Bien que la période de débroussaillage choisie dans notre étude ne semble pas la plus efficace pour ralentir la dynamique de *R. ulmifolius*, une coupe automnale a permis d'obtenir systématiquement de jeunes repousses de ronces au printemps suivant. Ces repousses non lignifiées sont très appréciées par les ovins pâturant le site. De nombreuses études ont, ainsi, déjà mis en évidence que d'autres espèces tels que les caprins consomment d'avantage les ronciers (McGregor 1996). Si dans notre étude, le couple débroussaillage automnal/pâturage mixte ovin/caprin annuel semble fonctionner, il serait intéressant de tester un débroussaillage printanier et un pâturage caprin seul. Les résultats pourraient alors être significatifs sur une période de temps plus courte.

La végétation de l'Annexe I la plaine de la Crau est connue pour ses capacités de dispersion limitées, sa faible résilience et son absence de banque de graines permanentes (Buisson et al. 2006). Bien que le pâturage seul n'ait pas permis de maintenir le milieu ouvert et de limiter la dynamique de colonisation de la Ronce à feuille d'Orme, les bienfaits de l'activité pastorale dans ce milieu sont connus depuis des années. En effet, le pâturage permet la dispersion, le recrutement et la régénération de cette communauté végétale (Coiffait-Gombault 2011). De plus, sur d'anciennes friches, cette activité va réduire les stocks de nutriments dans le sol (Shan et al. 2011), ce qui va alors favoriser le retour d'un sol oligotrophe et stimuler la régénération des espèces tolérantes aux stress typiques de la steppe.

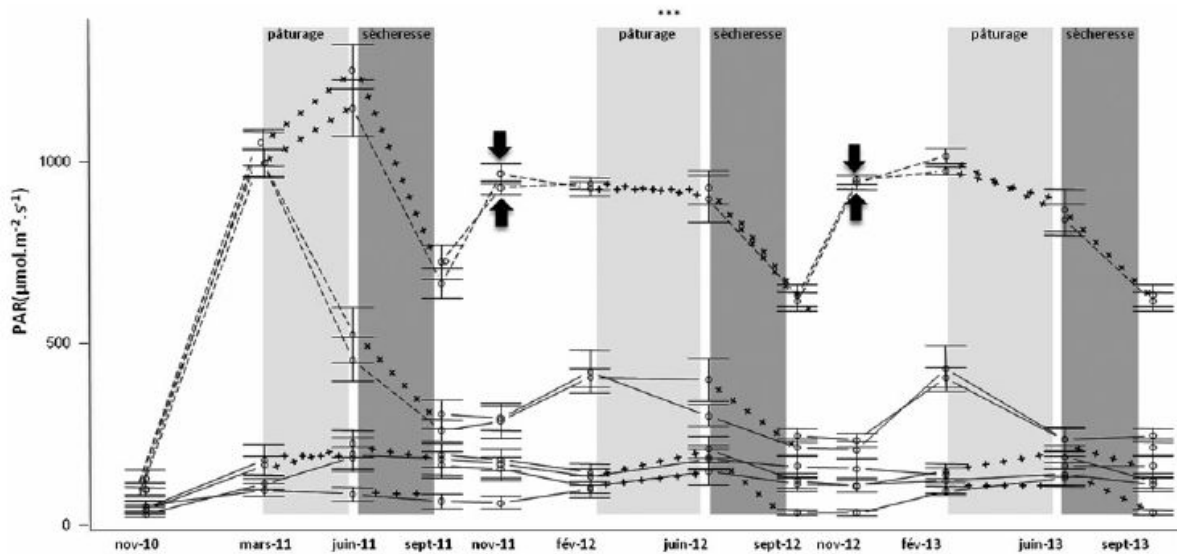


Figure 4. Evolution du rayonnement photosynthétique actif ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) durant les 3 années en fonction des traitements. Les lignes discontinues signifient que le traitement a été débroussaillé en novembre 2010. Les + indiquent que lors du pâturage (gris clair) et/ou de la sécheresse estivale (gris foncé), la placette a été pâturée et/ou asséchée par des tranchées. Les flèches indiquent les débroussaillages.

Figure 4. Evolution of the photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) during the three years according to the different treatments. Discontinued lines indicate that the treatment has been cleared in November 2010. « + » indicates that during the grazing period (light gray) and/or the summer drought (dark gray), the plot has been grazed and/ or dried by trenching. Arrows indicate periods of scrub clearing.

Dans notre cas, l'assèchement des placettes n'a pas permis de limiter la dynamique de la Ronce à feuille d'Orme. La mise en culture du terrain a cependant pu entraîner, ici, une altération du sol et donc, du poudingue, permettant alors, au système racinaire de pénétrer et d'accéder à la nappe phréatique, ce qui de fait, a limité l'efficacité des tranchées drainantes. De nombreux travaux ont, de plus, déjà montré la capacité de rétention en eau de la Ronce à feuille d'Orme.

Une précédente recherche a mis en évidence que la levée du stress hydrique était profitable à une espèce compétitrice, *Brachypodium phoenicoïdes* (Masson et al. [inédit](#)) qui se développe aux dépens des espèces typiques de la steppe. Les infiltrations hydriques présentent, donc, des effets plus négatifs sur la richesse et la diversité de la communauté végétale steppique en favorisant le développement de cette graminée compétitive. Il sera, donc, très important d'effectuer une restauration des canaux d'irrigation et de limiter les infiltrations hydriques dans les parcelles en contact direct avec les prairies irriguées par submersion. En effet, l'absence d'eau pourrait, ainsi, ralentir la dynamique de *B. phoenicoïdes*.

Conclusion

La dynamique de colonisation de la ronce dans la plaine de la Crau représente un phénomène difficile à maîtriser. Si la présence d'un débroussaillage automnal annuel couplé à une activité pastorale traditionnelle semble

permettre de réduire le recouvrement de cette espèce, cela ne permet, cependant, pas de l'éradiquer. Dans le but de restaurer les zones de la steppe soumise à cet embroussaillage, nous recommandons, donc, d'effectuer des débroussaillages plutôt printaniers, un pâturage mixte ovin-caprin et des réparations sur les canaux d'irrigation afin de circonscrire les infiltrations hydriques.

Remerciements

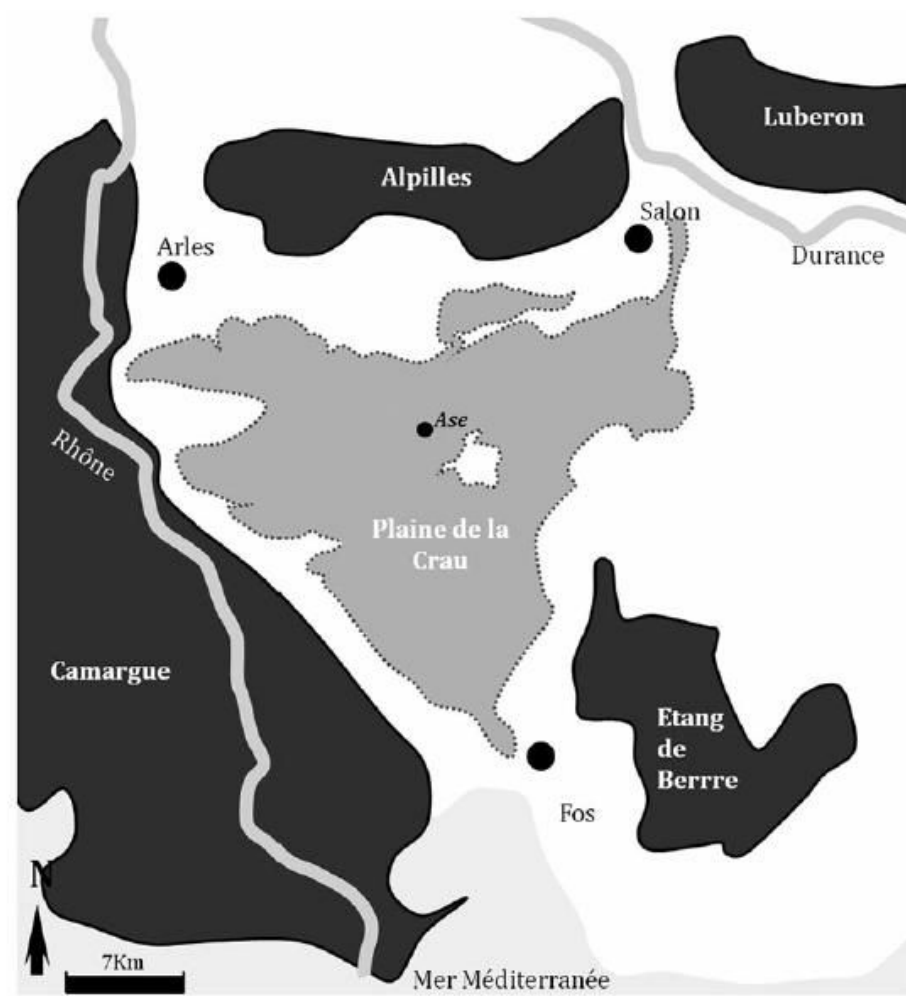
Nous remercions la Réserve Naturelle des « Coussouls de Crau » pour nous avoir permis de mener au mieux nos expérimentations *in situ*, ainsi que pour son soutien financier. Nous tenons à remercier particulièrement Daniel Pavon, pour son aide dans le suivi et la détermination des espèces. Enfin cette étude a été soutenue par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche français, dans le cadre d'un contrat doctoral.

Références

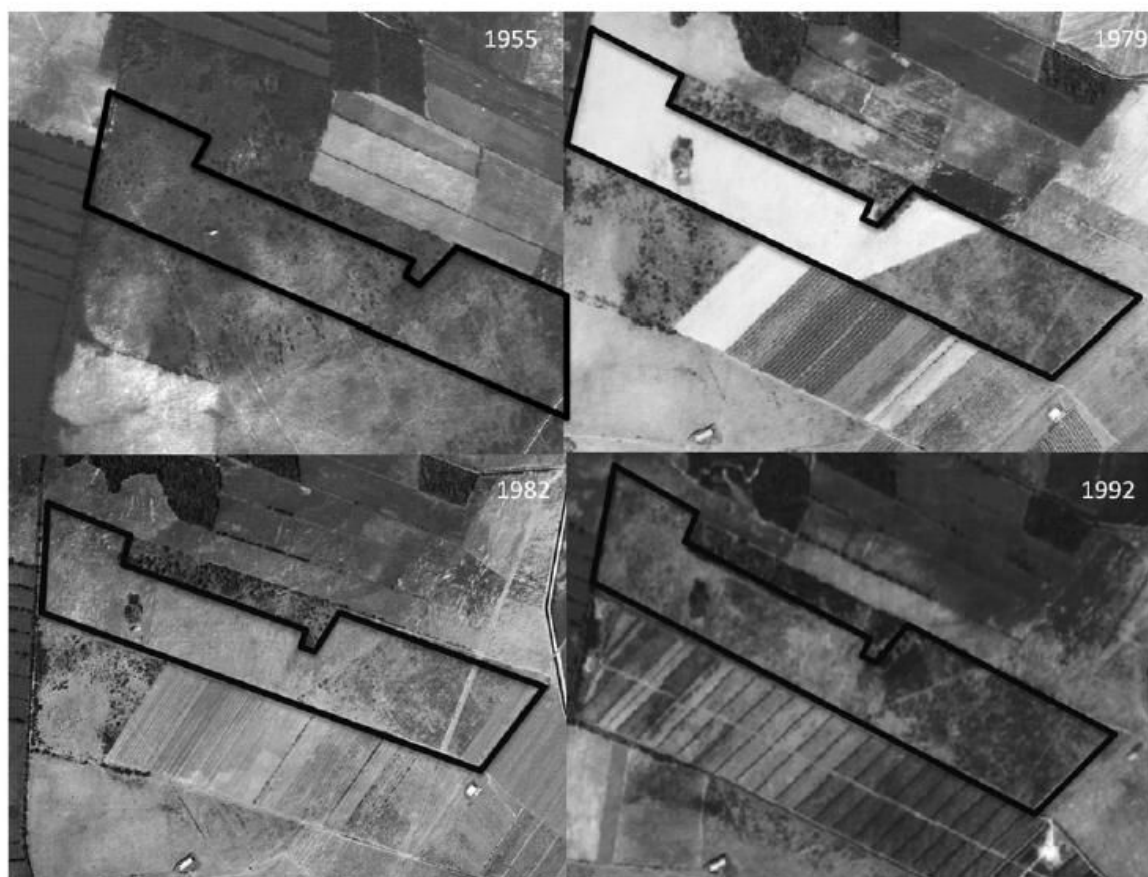
- Alard, D., O. Chabrierie, T. Dutoit, P. Roche, and E. Langlois. 2005. "Patterns of Secondary Succession in Calcareous Grasslands: can we Distinguish the influence of Former Land uses from Present Vegetation data?" *Basic and Applied Ecology* 6: 161–173.
- Bates, D.M., and D. Sarkar. 2007. *Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes*. R package version 0.99875-6.
- Blondel, J., and J. Aronson. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford: Oxford University Press.

- Blondel, J., J. Aronson, J.Y. Bodiou, and Y. Boeuf. 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford: Oxford University Press.
- Bonanomi, G., S. Caporaso, and M. Allegranza. 2006. "Short-term Effects of Nitrogen Enrichment, Litter Removal and Cutting on a Mediterranean Grassland." *Acta Oecologica* 30: 419–425.
- Bretz, A.G., and L.A. Hothorn. 2001. "On the Numerical Availability of Multiple Comparison Procedures." *Biometrical Journal* 43 (5): 645–656.
- Buisson, E., T. Dutoit, and A. Wolff. 2004. « Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France). » *Ecologia Mediterranea* 30: 7–24.
- Buisson, E., T. Dutoit, F. Torre, C. Römermann, and P. Poschold. 2006. "The implications of Seed Rain and seed bank patterns for Plant Succession at the Edges of Abandoned fields in Mediterranean landscapes." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115: 6–14.
- Cheyran, G., P. Bence, J. Boutin, F. Dhermain, G. Olioso, and P. Vidal. 1983. "L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau." *Biologie-Ecologie Méditerranéenne* 10: 83–106.
- Coiffait-Gombault, C. 2011. "Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes: le cas de la Plaine de la Crau". PhD Diss., Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, Avignon, FR.
- Connell, J.H., and R.O. Slatyer. 1977. "Mechanisms of Succession in Natural Communities and their role in Community stability and Organization." *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Colomb, E., and R.M. Roux. 1978. « La Crau, données nouvelles et interprétations. » *Géologie Méditerranéenne* 5: 303–324.
- Devaux, J., A. Archiloque, L. Borel, M. Bourrelly, and J. Louis-Palluel. 1983. « Notice de la carte phytocéologique de la Crau (Bouches du Rhône). » *Biologie et écologie méditerranéenne* 10: 5–54.
- Dutoit, T., A. Wolff, J. Boutin, and G. Cheylan. 2004. « 30 ans de recherches dans la réserve naturelle des coussouls de Crau (bouches du Rhône): Bilan et perspectives. » *Revue d'écologie (Terre et Vie)* 59: p 358.
- Dutoit, T., E. Forey, C. Römermann, E. Buisson, S. Fadda, A. Saatkamp, P. Gaignard, and E. Trivelly. 2005. « Rémanence des utilisations anciennes et gestion conservatoire des pelouses calcicoles en France. » *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 9: 125–132.
- Dutoit, T., E. Buisson, S. Fadda, F. Henry, C. Coiffait-Gombault, and R. Jaunatre. 2011. « Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne: impacts des changements d'usage et restauration écologique. » *Sécheresse* 22: 75–85.
- Dutoit, T., E. Buisson, S. Fadda, F. Henry, C. Coiffait-Gombault, R. Jaunatre, J.F. Alignan, S. Masson, and A. Bulot. 2013. "The pseudo-steppe of La Crau (South-Eastern France): origin, management and restoration of a Mediterranean rangeland." In: *Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration*, edited by Traba, J., et M. Morales M.. 287–301. USA: Nova Publishers.
- Dray, S., and A.B. Dufour. 2007. "The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists." *Journal of Statistical Software* 22 (1): 1–20.
- Farber, S., R. Costanza, D.L. Childers, J. Erickson, K. Gross, M. Grove, C.S. Hopkinson, J. Kahn, S. Pincetl, A. Troy, P. Warren, and M. Wilson. 2006. "Linking Ecology and Economics for Ecosystem Management." *BioScience* 56 (2): 121–133.
- Fargione, J.E., T.R. Cooper, D.J. Flaspohler, J. Hill, C. Lehman, T. McCoy, S. McLeod, E.J. Nelson, K.S. Oberhauser, and D. Tilman. 2009. "Bioenergy and Wildlife: threats and Opportunities for Grassland Conservation." *BioScience* 59: 767–777.
- Ferrell, J., and B. Sellers. 2009. *Blackberry and dewberry: Biology and control*. Florida: University of Florida IFAS Extension.
- Gaignard, P. 2003. « Changement d'usage agricole et dynamique spatio-temporelle de la steppe de Crau (13) depuis 1955, secteurs de la ZPS (Zone de Protection Spéciale) ». Master Diss., Université Aix-Marseille III, Marseille, FR.
- Gibson, D.J. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. New York, NY: Wiley.
- Groves, R.H., and F. Di Castri. 1991. *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Henry, F., B. Talon, and T. Dutoit. 2010. "The age and History of the French Mediterranean steppe revisited by Soil Wood charcoal Analysis." *The Holocene* 20: 25–34.
- Jaunatre, R. 2012. "Dynamics and restoration of a Mediterranean steppe after changes in land-use (La Crau, Southern France)." PhD Diss., Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, Avignon, FR.
- Johnstone, I.M. 1986. "Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential." *Biological Reviews* 61: 369–394.
- Jordano, P. 1984. "Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*." *Oikos* 43: 149–153.
- Keymer, R.J., and S.J. Leach. 1990. "Calcareous grassland - a limited resource in Britain" in: *Calcareous grasslands - ecology and management* edited by Hillier, S.H., D.W.H. Walton, et D.A. Wells. 11–19. Huntingdon: Bluntishan Books.
- King County Library. 2005. "King County. Noxious Weed Control Program. Blackberry, BMP." Consulté le 20 octobre 2013. <http://www.kingcounty.gov/weeds>.
- Klimkowska, A., P. Dzierż, W. Kotowski, and K. Brzezińska. 2010. "Methods limiting willow shrub re-growth after initial removal on fen meadows." *Journal for Nature Conservation* 18: 12–21.
- Kollmann, J., and M. Pirl. 1995. "Spatial pattern of seed rain of fleshyfruited plants in a scrubland grassland-transition." *Acta Oecologia* 16: 313–329.
- Kollmann, J., T. Steinger, and B.A. Roy. 2000. "Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis." *American Journal of Botany* 87: 1592–1598.
- Lavorel, S. 1999. "Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance." *Diversity and distributions* 5: 3–13.
- Le Houérou, H.N. 1981. "Impact of man and his animals on mediterranean vegetation." In *Mediterranean-type shrublands*, édité par Di Castri, F., R.L. Sprech, and D.W. Goodall, pp. 479–522. Amsterdam: Elsevier.
- Leveau, P. 2004. "L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau: relire les sources écrites." *Ecologia mediterranea* 30: 25–33.
- Odum, E.P. 1969. "The strategy of ecosystem development." *Science* 164: 262–270.
- Oksane, J. 2011. "Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial." *October* 83: 922.
- Masson, S., M. Gauvain, F. Mesléard, and T. Dutoit. (inédit). "Disentangling impacts of stress removal, former cultivation and bramble colonisation on a Mediterranean steppe plant community."
- Mazzolari, A.C., V.M. Comparatore, and F. Bedmar. 2011. "Control of elmleaf blackberry invasion in a naturel reserve

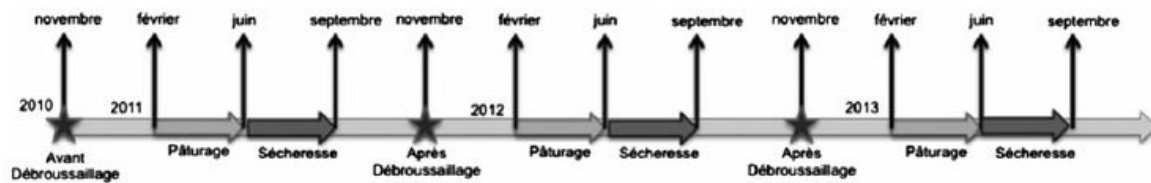
- in Argentina." *Journal of Nature Conservation* 19: 185–191.
- McDowell, S., and D. Turner. 2002. "Reproductive effort in invasive and non-invasive *Rubus*." *Oecologia* 133: 102–111.
- McEvoy, P.M., M. Flexen, and J.H. McAdam. 2006. "The effects of livestock grazing on ground flora in broadleaf woodlands in Northern Ireland." *Forest Ecology and Management* 225: 39–50.
- McGregor, B.A. 1996. "Using goats for the control of blackberries in north-eastern Victoria." In: *Eleventh Australian Weeds Conference Proceedings*, édité par Shepherd R.C.H., 312–324. Melbourne, Victoria.
- Médail, F., and P. Quézel. 1997. "Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin." *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112–127.
- Montaldo, H.N. 2000. « Éxito reproductivo de plantas omitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. » [Reproductive success of bird-dispersed plants in a subtropical forest relict in Argentina] *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 511–524.
- Molinier, R., and G. Tallon. 1950. « La végétation de La Crau (Basse-Provence). » *Revue générale de Botanique* 56: 1–111.
- Noy-Meir, E. 1995. "Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean Grasslands." *Journal of Vegetation Science* 6: 701–710.
- Palmer, M.A., R.F. Ambrose, and N.L. Poff. 1997. "Ecological Theory and Community Restoration Ecology." *Restoration Ecology* 5: 291–300.
- Pausas, J.G., and V.R. Vallejo. 1999. "The role of fire in European Mediterranean Ecosystems". In *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin*, édité par Chuvieco, E., 3–16. Springer-Verlag.
- Pennycook, S.R. 1998. "Blackberry in New Zealand." *Plant Protection Quarterly* 13: 189–194.
- Poschlod, P., and M.F. Wallis De Vries. 2002. "The historical and socioeconomical perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past." *Biological Conservation* 104: 361–376.
- R Development Core Team. 2008. R: *A language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, AT. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rainaud, A. 1893. « La Crau. » *Annales de Géographie* 2: 189–211.
- Reyneri, A., G. Pascal, and G. Battaglini. 1994. "Comparison between sheep and cattle grazing behaviour in native low-mountains pasture." In *Grazing Behaviour of goats and sheep*, édité par Gordon, I.J., et R. Rubino, 107–121. Zaragoza, Spain: CIHEAM-IAMZ.
- Römermann, C., T. Dutoit, P. Poschlod, and E. Buisson. 2005. "Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management." *Biological Conservation* 121: 21–33.
- Russi, L., P.S. Cocks, and R.H. Roberts. 1992. "Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland." *Journal of Applied Ecology* 29: 763–771.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs, and C.R. Margules. 1991. "Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review." *Conservation biology* 5: 18–32.
- SER (Society of Ecological Restoration). 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration>. [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working (version 2)].
- Shan, Y., D. Chen, X. Guan, S. Zheng, H. Chen, M. Wang, and Y. Bai. 2011. "Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland." *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1943–1954.
- Thompson, K., J.P. Bakker, and R.M. Bekker. 1997. *Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Van der Maarel, E. 2005. *Vegetation ecology*. Oxford: Blackwell publishing.
- Walker, K.J., P.A. Stevens, D.P. Stevens, J.O. Mountford, S.J. Manchester, and R.F. Pywell R.F. 2004. "The Restoration and re-creation of Species-rich lowland Grassland on land formerly managed for intensive Agriculture in the UK." *Biological Conservation* 119: 1–18.
- Wehrén. 1985. « La Ronce (*Rubus fruticosus* L. agg.) en forêt. » *Revue Forestière Française* 37(4): 288–304.
- Willems, J. H. 2001. "Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years." *Restoration Ecology* 9:147–153.
- Zalba, S.M., and C.B. Villamil. 2002. "Woody plant invasion in relictual grasslands." *Biological Invasions* 4: 55–72.
- Zalba, S.M. 2005. « El manejo cinético. Un terreno común para la investigación, la gestión de áreas protegidas y el conocimiento local. » [Scientific management. A common ground for research, management of protected areas and local knowledge.] *Revista de la Administración de Parques Nacionales* (Argentina) 2: 41–43.



Annexe 1. Carte géographique de la plaine de la Crau.
Appendix 1. Geographical map of the Crau plain.

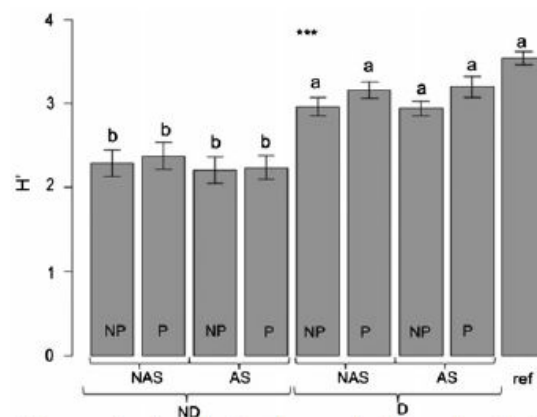


Annexe 2. Photographies aériennes du Coussoul d'Ase attestant de la présence du pâturage en 1955, de la mise en culture dans les années 80 et de l'abandon de la parcelle alors colonisée par la ronce à partir des années 90.
Appendix 2. Aerial photographs of the « Coussoul d'Ase » confirming the presence of grazing in 1955, the cultivation in the 80s and the abandonment of the plot, then colonized by brambles from the 90s.



Annexe 3. Chronologie des mesures de PAR réalisées sous les ronciers durant les 3 années de suivi avec la sonde *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI de Delta T Devices*. Les étoiles indiquent les périodes de débroussaillage. Les flèches noires indiquent les dates à laquelle la mesure a été réalisée, les flèches gris clair indiquent les périodes de pâturage et en gris foncé figurent les périodes de sécheresse estivale. La première année les mesures ont été effectuées avant le débroussaillage puis pour les années suivantes après le débroussaillage.

Appendix 3. Chronology of PAR measurements realized under brambles thickets during the three years of study with the sonde *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI to Delta T Devices*. Stars indicate clearing periods. Black arrows indicate grazing periods and dark gray summer drying periods. The first year, measurements were realized before the clearing and to the following years after the clearing.



Annexe 4. Indices de Shannon (H') mesurées dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D : Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = Steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Appendix 4. Shannon Index (H') measured in the eight treatments and in the reference realized on the three years of study regardless the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; Ref = Undisturbed Reference Steppe. (N = 6).

Appendix 3.1. Taxa recorded in 9 treatments to control bramble colonization in the "Coussoul d'Ase" (south-eastern France). Values correspond to the mean frequency (%) of each taxa for each treatment over 3 years (2011-2013). (NC: No Shrub Clearing; C:Shrub Clearing; ND:No Draining; D:Draining; NG:No Grazing; G: Grazing; reference steppe) (N=18).

Appendix 3.1. Taxa recorded in 9 treatments to control bramble colonization in the "Coussoul d'Ase"

Treatments/ Species	NC-ND- NG	NC-ND-G	NC-D-NG	NC-D-G	C-ND-NG	C-ND-G	C-D-NG	C-D-G	reference
<i>Aegilops ovata</i> L.	-	5.6	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Aira cupaniana</i> Guss.	5.6	11.1	11.1	-	-	11.1	11.1	22.2	88.9
<i>Allium</i> sp.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	11.1
<i>Anagallis arvensis</i> L. subsp. <i>Arvensis</i>	5.6	27.8	11.1	11.1	50	61.1	38.9	38.9	5.6
<i>Andryala integrifolia</i> L.	33.3	27.8	33.3	22.2	77.8	61.1	55.6	66.7	33.3
<i>Arenaria leptoclados</i> (Rchb.) Guss.	-	-	-	-	-	5.6	-	5.6	11.1
<i>Asperula cynanchica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	22.2
<i>Asphodelus ayardii</i> Jahand. & Maire	-	-	-	-	11.1	-	-	-	-
<i>Asterolinon linum-stellatum</i> (L.) Duby	16.7	-	-	22.2	16.7	16.7	16.7	16.7	88.9
<i>Atriplex patula</i> L.	-	-	-	-	5.6	5.6	-	-	-
<i>Avena barbata</i> Link	44.4	55.6	44.4	33.3	55.6	44.4	50	61.1	44.4
<i>Avenula bromoides</i> (Gouan) H.Scholz	-	-	5.6	-	-	-	5.6	5.6	27.8
<i>Bellis sylvestris</i> Cirillo	-	-	-	-	5.6	5.6	5.6	16.7	77.8
<i>Beta vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	5.6
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds	27.8	16.7	5.6	27.8	5.6	11.1	5.6	5.6	22.2
<i>Bombycilaera erecta</i> (L.) Smoljan	-	-	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	-	-	-	-	-	-	-	-	16.7
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P.Beauv.	-	-	-	-	-	5.6	-	16.7	33.3
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult.	61.1	61.1	50	61.1	50	61.1	44.4	55.6	16.7
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv.*	-	-	-	-	5.6	-	-	-	100
Brassicaceae	-	-	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Bromus diandrus</i> Roth	-	-	-	-	5.6	-	5.6	-	-
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	50	44.4	27.8	22.2	66.7	44.4	50	55.6	38.9
<i>Bromus lanceolatus</i> Roth	22.2	16.7	11.1	27.8	38.9	38.9	38.9	38.9	11.1
<i>Bromus madritensis</i> L.	11.1	33.3	16.7	33.3	33.3	61.1	50	50	55.6
<i>Bromus rubens</i> L.	11.1	11.1	16.7	16.7	27.8	11.1	38.9	22.2	38.9
<i>Bromus sterilis</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Calamintha nepeta</i> (L.) Savi	94.4	61.1	66.7	83.3	83.3	94.4	88.9	100	77.8
<i>Campanula erinus</i> L.	11.1	5.6	-	16.7	5.6	22.2	0	16.7	22.2
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	-	-	11.1	-	11.1	-	5.6	5.6	5.6
<i>Carduus nigrescens</i> Vill.	-	-	-	-	-	5.6	5.6	-	16.7
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	-	-	-	-	27.8	-	11.1	11.1	5.6
<i>Carex divisa</i> Huds.	27.8	22.2	5.6	38.9	33.3	77.8	27.8	-	-
<i>Carex flacca</i> Schreb.	-	-	-	-	5.6	5.6	-	-	-
<i>Carlina corymbosa</i> L.	-	5.6	-	-	11.1	-	-	5.6	61.1
<i>Carlina lanata</i> L.	-	5.6	-	5.6	16.7	5.6	16.7	5.6	22.2
<i>Carthamus lanatus</i> L.	-	5.6	11.1	-	11.1	11.1	-	11.1	27.8
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb.	44.4	16.7	5.6	22.2	38.9	38.9	33.3	61.1	94.4
<i>Centaureum erythraea</i> Raf.	11.1	-	-	5.6	-	5.6	-	-	38.9
<i>Centaureum tenuiflorum</i> (Hoffmanns. & Link) Fritsch	-	-	-	5.6	-	5.6	-	5.6	11.1
<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	5.6	-	-	-	5.6	5.6	5.6	-	5.6
<i>Centaurea melitensis</i> L.	-	-	-	5.6	-	-	-	-	-
<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufr.	-	16.7	11.1	11.1	11.1	11.1	16.7	11.1	55.6
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	11.1	22.2	27.8	5.6	27.8	66.7	50	44.4	77.8
<i>Cerastium pumilum</i> Curtis	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1
<i>Chenopodium murale</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	5.6	-
<i>Chenopodium album</i> L.	-	-	5.6	-	5.6	-	5.6	-	-
<i>Chondrilla juncea</i> L.	-	-	5.6	-	5.6	5.6	5.6	5.6	-
<i>Cirsium arvense</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	5.6	-
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi.) Ten. Subsp. <i>vulgare</i>	-	-	-	-	5.6	11.1	5.6	5.6	-
<i>Clematis vitalba</i> L.	16.7	11.1	-	11.1	-	-	-	5.6	-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	-	16.7	5.6	5.6	-	11.1	11.1	11.1	5.6
<i>Convolvulus cantabrica</i> L.	-	-	11.1	-	-	-	-	-	11.1
<i>Conyza</i> sp.	50	72.2	44.4	66.7	100	94.4	88.9	88.9	77.8
<i>Coniza sumatrensis</i> (Retz.) Walker	-	-	-	-	-	5.6	-	5.6	5.6
<i>Cornus sanguinea</i> L.	27.8	33.3	5.6	16.7	-	22.2	16.7	5.6	11.1
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	16.7	11.1	33.3	22.2	22.2	5.6	11.1	5.6	5.6
<i>Crepis bursifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	11.1	-
<i>Crepis foetida</i> L.	11.1	5.6	5.6	-	16.7	22.2	27.8	22.2	27.8
<i>Crepis micrantha</i> (Czerep).	-	-	-	-	-	11.1	-	-	11.1
<i>Crepis pulchra</i> L.	11.1	-	11.1	16.7	22.2	22.2	11.1	16.7	-
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bomm.	-	-	-	-	11.1	61.1	27.8	44.4	44.4
<i>Crepis vesicaria</i> L.	-	-	-	-	11.1	38.9	27.8	50	16.7
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	-	-	-	-	-	16.7	-	5.6	33.3
<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.	5.6	5.6	-	11.1	22.2	16.7	33.3	27.8	11.1
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	-	-	-	-	5.6	-	5.6	-	-
<i>Dactylis glomerata</i> L.	11.1	-	-	-	38.9	11.1	5.6	-	100
<i>Daucus carota</i> L.	-	-	-	-	11.1	5.6	5.6	16.7	16.7
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1
<i>Dipsacus fullonum</i> L.	-	11.1	-	5.6	-	-	-	5.6	-
<i>Dittrichia viscosa</i> (L.) Greuter*	-	16.7	11.1	-	16.7	33.3	5.6	27.8	11.1
<i>Echium asperum</i> Lam.	11.1	5.6	16.7	-	33.3	38.9	27.8	44.4	22.2

Appendix 3.1. Taxa recorded in 9 treatments to control bramble colonization in the "Coussoul d'Ase"

Treatments/	NC-ND-NG	NC-ND-G	NC-D-NG	NC-D-G	C-ND-NG	C-ND-G	C-D-NG	C-D-G	reference
Species									
<i>Epilobium</i> sp.									
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her.	5.6	-	5.6	-	22.2	27.8	16.7	33.3	61.1
<i>Eryngium campestre</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	55.6
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	-	-	22.2	5.6	11.1	33.3	22.2	55.6	94.4
<i>Euphorbia exigua</i> L.	5.6	-	11.1	-	16.7	27.8	16.7	22.2	83.3
<i>Euphorbia falcata</i> L.	-	-	-	-	5.6	-	-	5.6	-
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	5.6	-	-	-	-	5.6	-	-	5.6
<i>Evax pygmaea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	11.1	5.6	22.2	11.1	5.6	16.7	11.1	11.1	-
<i>Festuca rubra</i> L.	5.6	-	5.6	-	-	-	-	-	5.6
<i>Filago gallica</i> L.	-	-	-	-	-	11.1	5.6	27.8	38.9
<i>Filago minima</i> (Sm.) Pers.	-	-	-	-	-	-	5.6	5.6	5.6
<i>Filago pyramidata</i> L.	-	-	-	-	5.6	-	-	5.6	16.7
<i>Filago vulgaris</i> Lam.	-	11.1	11.1	-	22.2	44.4	16.7	61.1	88.9
<i>Filago</i> sp.	16.7	16.7	22.2	-	16.7	-	11.1	-	-
<i>Galactites elegans</i> (All.) Soldano	11.1	16.7	33.3	16.7	33.3	61.1	55.6	44.4	27.8
<i>Galium aparine</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	5.6	5.6
<i>Galium murale</i> (L.) All.	16.7	38.9	27.8	27.8	44.4	33.3	55.6	61.1	72.2
<i>Galium parisiense</i> L.	33.3	55.6	33.3	33.3	61.1	72.2	55.6	66.7	94.4
<i>Geranium dissectum</i> L.	16.7	16.7	-	11.1	27.8	22.2	22.2	16.7	5.6
<i>Geranium molle</i> L.	-	11.1	5.6	-	22.2	27.8	22.2	38.9	22.2
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	11.1	5.6
<i>Hedera helix</i> L.	22.2	16.7	11.1	11.1	-	5.6	11.1	-	-
<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.Cours.	-	5.6	5.6	-	-	11.1	-	16.7	16.7
<i>Hieracium pilosella</i> L.	5.6	-	5.6	11.1	27.8	-	-	11.1	83.3
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd.	-	-	-	-	-	-	-	-	5.6
<i>Holcus lanatus</i> L.	27.8	5.6	5.6	27.8	22.2	33.3	27.8	33.3	-
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	5.6	16.7	11.1	-	22.2	33.3	11.1	22.2	27.8
<i>Hypericum perforatum</i> L.	27.8	38.9	38.9	50	50	66.7	66.7	55.6	72.2
<i>Hypochaeris radicata</i> subsp. <i>platylepis</i> (Boiss.) Jahand. & Maire	-	11.1	11.1	5.6	-	-	5.6	-	-
<i>Hypochaeris glabra</i> L.	-	-	11.1	-	-	27.8	5.6	38.9	50
<i>Koeleria vallesiana</i> L.	-	-	5.6	-	5.6	5.6	11.1	5.6	22.2
<i>Kickxia commutata</i> (Bernh. Ex Rchb.) Fritsch	5.6	5.6	5.6	-	5.6	-	16.7	16.7	5.6
<i>Lactuca serriola</i> L.	11.1	11.1	-	-	27.8	22.2	11.1	38.9	-
<i>Lavandula latifolia</i> Medik.	-	-	5.6	-	-	5.6	5.6	-	100
<i>Leontodon tuberosus</i> L.	-	5.6	-	-	-	11.1	-	5.6	27.8
<i>Lepidium graminifolium</i> L.	5.6	-	11.1	-	-	22.2	-	22.2	11.1
<i>Linaria arvensis</i> (L.) Desf.	-	5.6	11.1	5.6	-	16.7	-	5.6	22.2
<i>Linum strictum</i> L.	16.7	11.1	22.2	16.7	5.6	16.7	38.9	33.3	100
<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	33.3	44.4	27.8	61.1	66.7	66.7	55.6	83.3	83.3
<i>Lolium regidum</i> Gaud.	11.1	5.6	5.6	5.6	-	-	-	-	-
<i>Lolium perenne</i> L.	-	-	-	-	-	22.2	5.6	16.7	-
<i>Marrubium vulgare</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	11.1	-
<i>Medicago minima</i> L.	-	-	-	-	5.6	-	-	5.6	5.6
<i>Medicago orbicularis</i> (L.) Bortal.	-	5.6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Medicago monspeliaca</i> L.	11.1	11.1	16.7	11.1	5.6	5.6	-	22.2	22.2
<i>Melica ciliata</i> L.	38.9	44.4	27.8	38.9	61.1	44.4	50	61.1	16.7
<i>Myosotis arvensis</i> Hill.	-	5.6	-	-	-	11.1	16.7	5.6	-
<i>Myosotis discolor</i> Pers.	5.6	16.7	22.2	5.6	11.1	5.6	11.1	11.1	-
<i>Neotostema apulum</i> (L.) I.M.Johnst.	-	-	5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Olea europea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1
<i>Onopordon illyricum</i> L.	16.7	11.1	11.1	11.1	5.6	11.1	5.6	11.1	-
<i>Oxalis corniculata</i> L.	38.9	38.9	38.9	55.6	77.8	83.3	83.3	77.8	88.9
<i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E.Hubb.	5.6	5.6	-	11.1	-	-	5.6	5.6	-
<i>Pardoglossum cheirifolium</i> (L.) Barbier & Mathez	5.6	11.1	-	11.1	-	5.6	-	27.8	33.3
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	11.1	-	-	22.2	11.1	11.1	5.6	22.2	5.6
<i>Petrorragia prolifera</i> (L.) P.W.Ball & Vernon Heywood	5.6	-	5.6	5.6	-	-	5.6	-	-
<i>Phleum pratense</i> L.	5.6	11.1	-	11.1	50	27.8	16.7	33.3	38.9
<i>Phlomis lychnitis</i> L.	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	11.1	5.6	-
<i>Phillyrea angustifolia</i> L.	22.2	44.4	16.7	33.3	16.7	5.6	33.3	33.3	11.1
<i>Phillyrea latifolia</i> L.	-	-	-	5.6	5.6	11.1	5.6	11.1	-
<i>Picris hieracioides</i> L.	16.7	22.2	16.7	11.1	16.7	33.3	33.3	22.2	22.2
<i>Pinus</i> sp.	11.1	27.8	5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Plantago afra</i> L.	-	-	-	-	11.1	-	-	-	-
<i>Plantago coronopus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	22.2
<i>Plantago lagopus</i> L.	-	5.6	-	-	5.6	11.1	11.1	16.7	33.3
<i>Poa annua</i> L.	-	5.6	5.6	5.6	-	11.1	-	-	5.6
<i>Poa bulbosa</i> L.	-	5.6	5.6	-	11.1	16.7	11.1	22.2	72.2
<i>Poa pratensis</i> L.	11.1	-	22.2	11.1	38.9	11.1	33.3	-	-
<i>Poa trivialis</i> L.	-	-	-	11.1	11.1	5.6	5.6	-	-
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	11.1	16.7	11.1	5.6	11.1	22.2	33.3	22.2	77.8
<i>Populus</i> sp.	5.6	11.1	11.1	-	-	-	5.6	5.6	-
<i>Potentilla reptans</i> L.	11.1	11.1	5.6	-	22.2	-	11.1	11.1	-

Appendix 3.1. Taxa recorded in 9 treatments to control bramble colonization in the "Coussoul d'Ase"

Treatments/	NC-ND-NG	NC-ND-G	NC-D-NG	NC-D-G	C-ND-NG	C-ND-G	C-D-NG	C-D-G	reference
Species									
<i>Prunus</i> sp.									
<i>Psilurus incurvus</i> (Gouan) Schinz&Thell.	33.3	16.7	16.7	22.2	55.6	50	55.6	44.4	83.3
<i>Piptatherum miliaceum</i> (L.) Coss	11.1	-	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Pyracantha</i> sp.	-	-	5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	-	-	5.6	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus paludosus</i> Poir.	-	-	5.6	-	5.6	5.6	5.6	5.6	33.3
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth	-	-	5.6	-	27.8	5.6	27.8	5.6	22.2
<i>Reseda phyteuma</i> L.	11.1	5.6	5.6	5.6	11.1	5.6	5.6	16.7	-
<i>Rosa agrestis</i> Savi	38.9	38.9	27.8	22.2	38.9	22.2	38.9	16.7	38.9
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	11.1	22.2	27.8	11.1	44.4	50	33.3	55.6	38.9
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	83.3	100	94.4	100	100	100	100	100	55.6
<i>Rumex crispus</i> L.	11.1	16.7	22.2	16.7	-	5.6	5.6	5.6	-
<i>Rumex pulcher</i> L.	33.3	44.4	16.7	50	38.9	66.7	33.3	55.6	44.4
<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	5.6	11.1	-	5.6	-	-	-	-	-
<i>Sagina apetala</i> Ard.	11.1	33.3	16.7	16.7	27.8	44.4	22.2	44.4	77.8
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	27.8	22.2	-	33.3	33.3	38.9	22.2	33.3	94.4
<i>Salvia verbenaca</i> L.	5.6	5.6	5.6	0	16.7	11.1	11.1	16.7	5.6
<i>Scirpus maritimus</i> L.	-	-	-	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6	-
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Soják	5.6	16.7	5.6	5.6	5.6	11.1	16.7	5.6	-
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	5.6	-
<i>Senecio vulgaris</i> L.	-	5.6	-	-	22.2	16.7	16.7	33.3	38.9
<i>Setaria verticillata</i> (L.) P. Beauv.	-	5.6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sherardia arvensis</i> L.	5.6	-	11.1	5.6	38.9	33.3	22.2	22.2	50
<i>Sideritis romana</i> L.	-	5.6	5.6	5.6	11.1	27.8	22.2	16.7	44.4
<i>Silene gallica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	11.1
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	-	-	16.7	-	-	22.2	5.6	22.2	5.6
<i>Sisylx atropurpurea</i> (L.) Greuter & Burdet subsp. <i>maritima</i> (L.) Greuter & Burdet	11.1	5.6	22.2	11.1	22.2	27.8	44.4	38.9	16.7
<i>Solanum dulcamara</i> L.	-	5.6	11.1	5.6	5.6	11.1	5.6	11.1	-
<i>Solanum nigrum</i> L.	11.1	5.6	-	5.6	11.1	11.1	11.1	33.3	-
<i>Solanum</i> sp.	11.1	-	-	-	11.1	22.2	5.6	5.6	-
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill subsp. <i>asper</i>	5.6	-	11.1	11.1	50	50	50	55.6	22.2
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	16.7	-	11.1	11.1	16.7	16.7	11.1	27.8	22.2
<i>Stipa capillata</i> L.	-	5.6	5.6	-	-	-	-	5.6	5.6
<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski	-	16.7	16.7	-	11.1	-	-	22.2	-
<i>Taraxacum</i> sp.	-	-	-	-	16.7	16.7	5.6	38.9	11.1
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	-	-	-	5.6	-	-	-	-	55.6
<i>Thymus vulgaris</i> L.	5.6	11.1	-	-	5.6	5.6	-	-	100
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertn.	-	-	-	-	5.6	-	11.1	11.1	-
<i>Torilis</i> sp.	-	-	5.6	-	5.6	5.6	5.6	5.6	5.6
<i>Tragopogon porrifolius</i> L. subsp. <i>australis</i> (Jord.) Nyman	5.6	5.6	5.6	-	-	5.6	5.6	-	-
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	-	11.1	5.6	-	33.3	44.4	38.9	55.6	77.8
<i>Trifolium cherleri</i> L.	-	-	5.6	-	-	-	-	5.6	-
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	5.6	11.1	5.6	-	50	44.4	44.4	50	61.1
<i>Trifolium resupinatum</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	-
<i>Trifolium scabrum</i> L.	-	5.6	-	-	5.6	16.7	11.1	11.1	11.1
<i>Trifolium stellatum</i> L.	-	-	-	-	5.6	-	5.6	11.1	11.1
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	22.2
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	-	5.6	-	-	5.6	16.7	5.6	38.9	50
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	5.6	11.1	-	5.6	-	5.6	5.6	5.6	16.7
<i>Ulmus campestris</i> L.	16.7	16.7	22.2	22.2	27.8	11.1	16.7	22.2	-
<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt	5.6	-	5.6	-	5.6	-	5.6	-	5.6
<i>Urospermum picroides</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt	-	-	5.6	5.6	-	5.6	-	-	-
<i>Valerianella microcarpa</i> Loisel.	-	-	-	-	-	-	-	-	27.8
<i>Valerianella</i> sp.	-	-	-	-	-	5.6	-	-	11.1
<i>Verbascum blattaria</i> L.	11.1	22.2	5.6	11.1	5.6	44.4	16.7	50	-
<i>Verbascum sinuatum</i> L.	11.1	38.9	16.7	27.8	55.6	50	50	77.8	44.4
<i>Verbena officinalis</i> L.	5.6	11.1	22.2	16.7	5.6	22.2	11.1	11.1	-
<i>Verbascum thapsus</i> L.	-	11.1	-	-	5.6	-	5.6	5.6	-
<i>Veronica arvensis</i> L.	33.3	38.9	22.2	55.6	44.4	77.8	66.7	66.7	88.9
<i>Vicia parviflora</i> Cav.	38.9	55.6	16.7	22.2	61.1	27.8	33.3	33.3	88.9
<i>Vicia sativa</i> L.	11.1	5.6	22.2	11.1	11.1	11.1	5.6	11.1	22.2
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort.	11.1	5.6	11.1	11.1	22.2	5.6	22.2	22.2	27.8
<i>Vulpia</i> sp.	22.2	5.6	16.7	33.3	44.4	44.4	27.8	33.3	61.1
<i>Xanthium spinosum</i> L.	-	11.1	5.6	5.6	-	5.6	5.6	-	-

Résumé

Etudier un phénomène écologique requiert de le considérer dans sa globalité afin d'appréhender l'ensemble de ses causes et ses conséquences. Dans la plaine de la Crau, écosystème pseudo-steppique du sud est de la France, la fragmentation des habitats, la perte de biodiversité et les changements d'usage ont favorisé l'envahissement de fragments relictuels de steppe par *Rubus ulmifolius* Schott. Par une approche multiscalaire, les objectifs de cette thèse sont de mettre en évidence les facteurs responsables de cet envahissement, d'appréhender ses conséquences sur la communauté végétale et de tester d'éventuelles techniques de restauration écologique en évaluant leurs effets à l'échelle de la communauté et de la population de ronces. La présence de fortes proportions de zones irriguées et de parcelles anciennement cultivées dans la matrice paysagère proche des zones envahies correspond à des taux de recouvrements parcellaires en ronciers plus élevés. A l'échelle de la communauté végétale, les infiltrations hydriques ont également des effets importants sur la végétation steppique en permettant le développement d'une espèce herbacée compétitrice : *Brachypodium phoenicoïdes* (L.) Roem. & Schult. Aucun des différents régimes de perturbation (débroussaillage et/ou pâturage) testés, croisés au drainage ou non du sol ne permet de restaurer à court terme (trois années) l'intégrité de la steppe de référence. Seule une augmentation significative de la richesse et de la diversité spécifique est mesurée dans le cas d'un débroussaillage et d'un pâturage annuel des placettes. A l'échelle des ronces, les effets des différents traitements varient selon l'année, la saison ou la période de la journée considérée. Les régimes de perturbation (débroussaillage et/ou pâturage) ont cependant plus d'influence sur les traits éco-physiologiques et morphologiques de la ronce que la limitation des ressources en eau. Nos résultats soulignent ainsi la difficulté de contrôler à court terme la dynamique d'une espèce envahissante. Ils ouvrent également le débat sur les objectifs de conservation et/ou de restauration des parcelles qui peuvent alors être considérées comme des écosystèmes dégradés ou comme de « nouveaux écosystèmes » dont les potentiels patrimoniaux sont encore inconnus.

Mots clés : Biodiversité, Ecologie des communautés, Ecologie de la restauration, Pelouse sèche, Changements d'usages, Perturbation, Stress hydrique, Envahissement, Colonisation, Débroussaillage, Pâturage, Assèchement, Traits morphologiques et Eco-Physiologiques.

Abstract

Studying an ecological phenomenon require to consider it in its entirety in order to apprehend all the causes and consequences. In the Plain of La Crau, a sub-steppic ecosystem in southeastern France, habitat fragmentation, loss of biodiversity and land-uses changes have fostered the encroachment by a species of brambles *Rubus ulmifolius* Schott of the original steppic patches. Using a multiscale analysis, the aims of the thesis are to highlight the main drivers, to assess the consequences on the plant community and to test restoration techniques by evaluating their effects on plant community and on bramble population. The presence of high proportions of irrigated habitats and formerly fallows around invaded plots correspond to the largest cover rates of brambles. At community scale, water infiltrations have also a great impact on the steppe plant community by favoring the dynamic of an herbaceous competitor species: *Brachypodium phoenicoïdes* (L.) Roem. & Schult. Among the different disturbance regimes tested (scrub-clearing and / or grazing), crossed with the presence or the absence of sol draining, none could restore in the short-term (3 years), the integrity of the steppe reference. A significant increase in species richness and diversity was only measured for drained, scrub-cleared and annually grazed plots. At bramble population scale, the effects of the different treatments change depending on the year, the season and the time of the day. However, disturbance regimes (clearing and / or grazing) have more impact on eco-physiological and morphological traits of the bramble than the water resources limitation. Our results highlight the difficulty controlling short-term dynamics of an invasive species. They question the objectives of conservation and / or restoration of plots which can then be considered as degraded ecosystems or as "novel ecosystems" whose potential patrimonial values are still unknown.

Keywords: Biodiversity, Community Ecology, Restoration Ecology, Dry grassland, Land-uses changes, Disturbance, Water stress, Encroachment, Colonization, Scrub-clearing, Grazing, Draining, Morphological and Eco-physiological traits.